ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 77

5

МАЙ



„НАУКА"
С.-ПЕТЕРБУРГСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1992

УДК 581.48 : 582.669.2

Т. А. Федотова, Р. Р. Арджанова

МОРФОЛОГИЯ СЕМЕНИ РОДА *GYPSOPHILA* (*CARYOPHYLLACEAE*)

T. A. FEDOTOVA, R. R. ARDJANOVA. SEED MORPHOLOGY IN THE GENUS *GYPSOPHILA* (*CARYOPHYLLACEAE*)

Приведены результаты исследования семян 12 видов *Gypsophila* s. l., полученные с помощью световой и сканирующей электронной микроскопии. Описан характерный для рода кампилотропный тип семени с экзотестальной семенной кожурой. Внешняя морфология семени, особенности структуры экзотестальных клеток, включая разнообразие макро- и микроморфологии поверхности, являются константными видовыми признаками. Выявленные признаки ультраструктуры поверхности семени могут использоваться в таксономии рода. Показано разнообразие тонкого микрорельефа кутикулярного покрова. Сделаны предварительные выводы о связи структурных особенностей экзотесты с выполнением ею защитной функции, а также с характером жизненной формы растения. Приведено заключение о единстве кампилотропного типа семени для ряда современных родов сем. *Caryophyllaceae*.

Познание путей структурной эволюции покрытосеменных растений и создание их естественной филогенетической системы невозможны без пристального изучения начального этапа онтогенеза растения — семени. Особый интерес к этому объекту в последнее время проявляют морфологи и систематики. Сравнительный анализ многообразия семян в зависимости от объема и ранга изучаемого таксона может выявить целый комплекс признаков таксономического, структурно-приспособительного и филогенетического значения. Систематизация признаков, лежащая в основе поиска родственных связей и в конечном итоге создания естественной системы таксона любого ранга, всегда носит динамический характер. Использование новых, ранее еще не известных признаков на разных структурных уровнях дает много полезного для широкого применения их в систематике. Исследование семян слабо изученных групп растений, к которым относится род *Gypsophila*, ставит на более высокую ступень решение ряда конкретных дискуссионных вопросов морфологического и таксономического плана. Макро- и микроморфология поверхности семени *Gypsophila* до сих пор остается недостаточно исследованной, а некоторые неверные представления о происхождении и структуре его отдельных тканей (например, специализированной запасающей ткани, семенной кожуры и т. д.) (Barkoudah, 1962; Янкулов, 1970; Царенко, Берестецька, 1989; и др.), безусловно, требуют уточнения. Дискуссионными являются и систематические вопросы, связанные с положением некоторых видов как в пределах рода, так и в рамках более мелких внутриродовых таксономических групп, а также вопросы, связанные с принадлежностью отдельных видов *Gypsophila* к другим родам. Задачей настоящей работы и явилось анатомо-морфологическое изучение семян и скульптуры их поверхности у некоторых представителей рода *Gypsophila* с целью характеристики морфологического типа семени, уточнения особенностей структуры отдельных его тканей и выявления дополнительных признаков для таксономии рода.

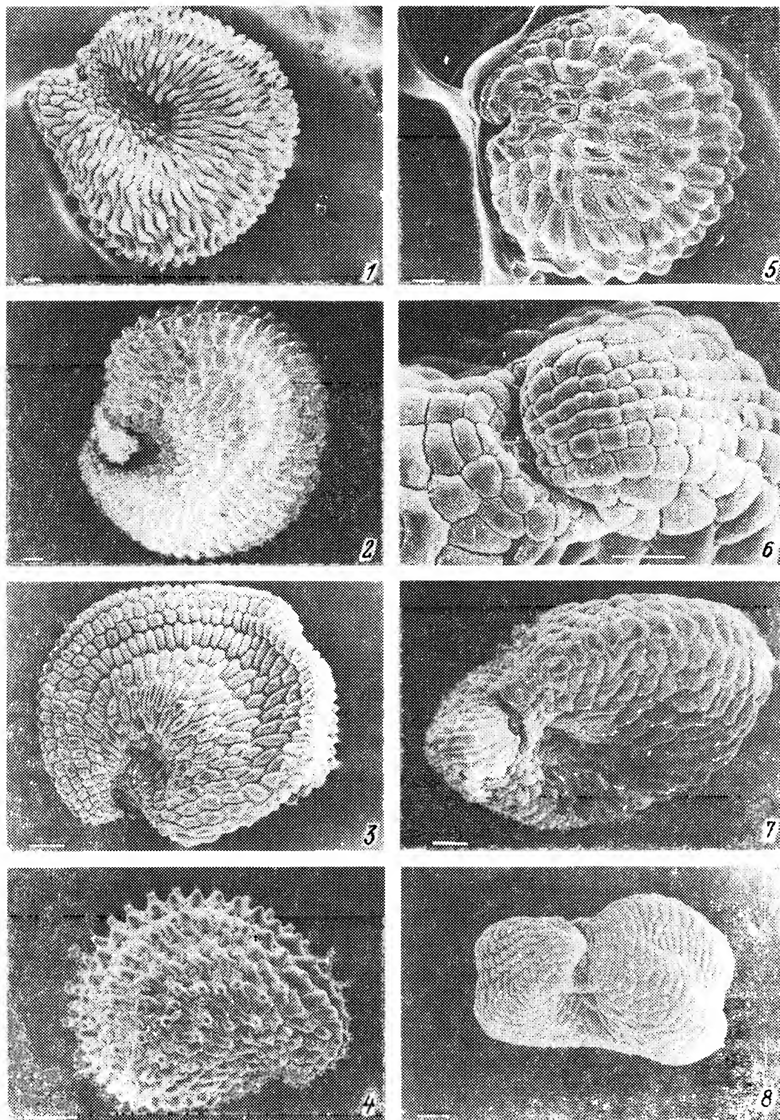


Рис. 1. Микрофотографии семян рода *Gypsophila*.

1—5 — общий вид семян с латеральной стороны: *1* — *G. pilosa*, *2* — *G. bicolor*, *3* — *G. alsinoides*, *4* — *G. linearifolia*, *5* — *G. orientalis*; *6* — район рубчика семени *G. orientalis*; *7*, *8* — вид семени со стороны рубчика: *7* — *G. diffusa*, *8* — *G. spathulifolia*; *9—14* — фрагменты поверхности с латеральной стороны семени: *9* — *G. perfoliata* (клетки с гладкой $к_1$), *10* — *G. paniculata*, *11* — *G. spathulifolia*, *12*, *13* — *G. alsinoides* (*13* — хилярные клетки), *14* — *G. linearifolia* (клетки ближе к рубчику); *15*, *16* — папиллюзные клетки со стороны спинки: *15* — *G. linearifolia*, *16* — *G. orientalis*.

Материал и методика

В основном изучались зрелые, а в некоторых случаях и незрелые семена 12 видов рода *Gypsophila* L. s. l. флоры Туркменистана: *G. bicolor* (Freyn et Sint.) Grossh.; *G. diffusa* Fisch. et Mey. ex Rupr.; *G. paniculata* L.; *G. perfoliata* L. (= *G. trichotoma* Wend.); *G. alsinoides* Bunge (= *Dichoglottis alsinoides* (Bunge) Walp.); *G. elegans* Bieb.; *G. heteropoda* Freyn et Sint.; *G. linearifolia* (Fisch. et Mey.) Boiss. (= *Dichoglottis linearifolia* Fisch. et Mey.); *G. orientalis* (L.) Bondar. (= *Saponaria orientalis* L.); *G. pilosa* Huds. (= *G. porrigens* (L.) Boiss.,

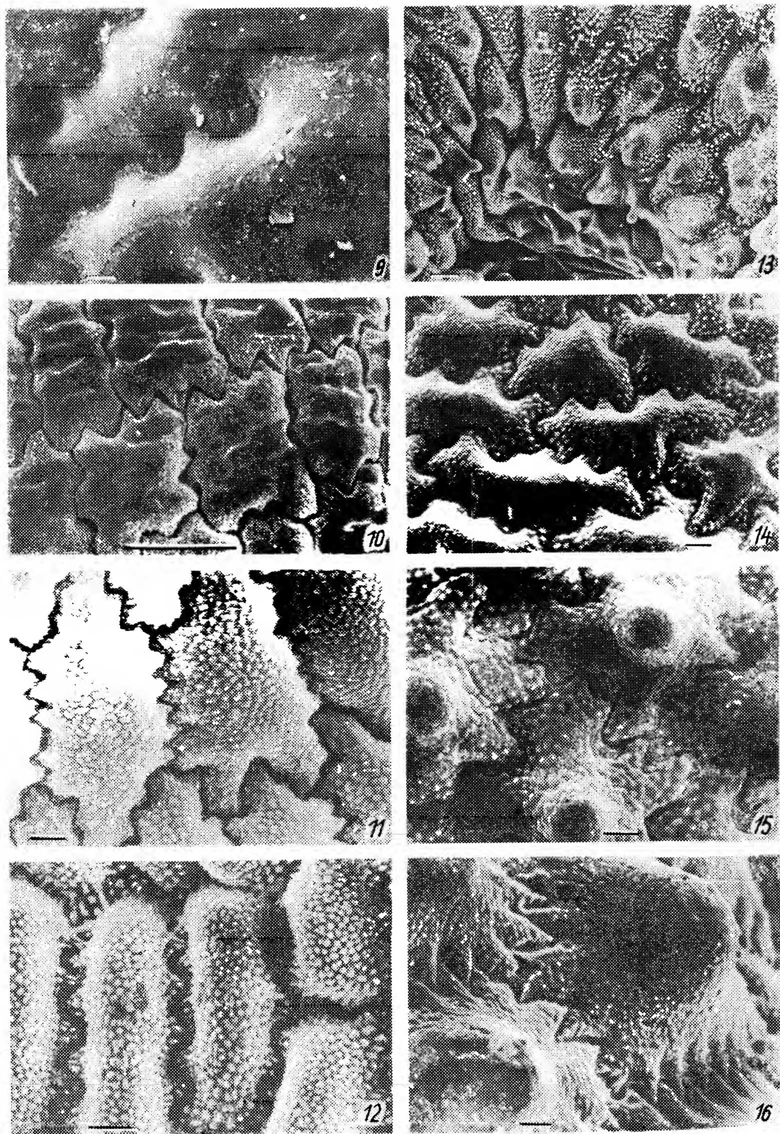


Рис. 1 (*продолжение*).

Pseudosaponaria pilosa (Huds.) Ikonn.); *G. spathulifolia* Fenzl (= *Saponaria spathulifolia* (Fenzl) Vved.); *G. popovii* Preobr. (= *Kuhitangia popovii* (Preobr.) Ovcz.). Семена собирались Р. Р. Арджановой в естественных условиях произрастания.

По своим жизненным формам изученные виды являются однолетними (*G. alsinoides*, *G. elegans*, *G. heteropoda*, *G. linearifolia*, *G. orientalis*, *G. pilosa*, *G. spathulifolia*) и многолетними (*G. bicolor*, *G. diffusa*, *G. paniculata*, *G. perfoliata*, *G. popovii*) растениями, относятся к подсем. *Caryophylloideae* (*Silenoideae*), трибе *Diantheae* (Pax, Hoffmann, 1934; Engler, 1964; Тахтаджян, 1987).

Семена измерялись под микроскопом МБС-1 с применением окулярной микрометрической линейки. Анатомические срезы (8—10 мкм толщ.) получали при

помощи санного микротома и замораживающего столика и после необходимой обработки реактивами заключали в глицерин-желатину. Для выявления кутикулы и липофильных запасающих веществ использовали судан III, крахмала — J в KJ, одревеснения клеточных оболочек — флороглюцин с HCl. Светооптическое исследование и изготовление рисунков осуществляли с помощью микроскопа марки ERGAVAL и рисовального аппарата РА-4, а изучение поверхности — на сканирующем электронном микроскопе JEOL-35C. Сухие или фиксированные семена наклеивались клеем «Момент» или специальным серебряным клеем с применением микроскопа МБС-1 на латунные столики, предварительно обезжиренные ацетоном и спиртом, как весь инструмент для манипуляций и посуда для хранения образцов. При наклейке на столики семена ориентировались в разных направлениях: дорсальном (спинка-антирафе), вентральном (район рубчика) и латеральном (плоская боковая сторона). После напыления объектов золотом поверхность просматривалась и фотографировалась во всех частях семени выборочно при увеличениях микроскопа в диапазоне от 40 до 10 000 раз. Для описания скульптуры поверхности и внутренней морфологии семени в основном использовалась терминология, предложенная в работах E. Corner (1976) и W. Barthlott (1981, 1984).

Результаты исследования и обсуждение

Общая морфология. Семена *Gypsophila* обычно темно-коричневые или черные, матовые, большей частью скульптурированные, очень мелкие, в среднем около 1.0 мм (диаметр латеральной стороны). Из них самые крупные составляют 1.5—1.7 (*G. bicolor*, *G. pilosa*), средние — 1.0 (*G. alsinoides*, *G. diffusa*, *G. paniculata*, *G. spathulifolia*), более мелкие — 0.8—0.6 (*G. heteropoda*, *G. perfoliata*, *G. orientalis*) и очень мелкие (встречаются у *G. linearifolia*) — 0.5—0.4 мм. По форме они округло-почковидные, сильно сжатые с боков, узкие со стороны спинки и округлые с латеральной стороны (*G. bicolor*, *G. heteropoda*, *G. paniculata*, *G. perfoliata*) (рис. 1, *1—3, 5*), иногда асимметричные (*G. alsinoides, G. elegans, G. linearifolia*) (рис. 1, *3*, *4*). По своему морфологическому типу семя изученных видов кампилотропное, его исходная структура (семязачаток кампилотропный; Турсунов, 1974) в процессе созревания в целом не меняется. Зрелые семена имеют длинную кольцевидно изогнутую спинку-антирафе, широкие латеральные поверхности и едва заметный локальный район рубчика с вентральной стороны. Морфологически антирафе (противошов) совпадает с дорсальной стороной семени, его спинкой. У семян *G. spathulifolia* дорсальная часть семени с вогнутым желобком (рис. 1, *8*). У других видов спинка-антирафе всегда выпуклая. Рубчик (hilum) очень мелкий, темного цвета, обычно заглубленный (рис. 1, *6—8*; 2, *1*). С одной стороны по оси семени его окаймляют нависающие покровные клетки района микропиле и апекса зародышевого корня, с другой — клетки апикальных частей семядолей. Более всего рубчик открыт с боковых сторон, поэтому «вход-отверстие» к нему имеет форму узкой или овальной щели (*G. diffusa*, *G. linearifolia*, *G. orientalis*, *G. paniculata*, *G. spathulifolia*) (рис. 1, *6—8*). Если окружающие рубчик клетки семенной кожуры (СК) нависают одинаково, то вход-отверстие оказывается округлым (*G. heteropoda*, *G. perfoliata*). При слабом заглублении рубчика частично виден рубчиковый след (омфалодий) (*G. heteropoda*, *G. perfoliata*) (Сравнительная анатомия семян, 1991). Область микропиле и апекса зародышевого корня обычно выступает над общей поверхностью семени в виде «клювика» (*G. elegans*, *G. linearifolia*, *G. orientalis*, *G. pilosa*, *G. spathulifolia*, *G. heteropoda*) (рис. 1, *1*, *4*; 2, *1*; 4, *1*; 5, *1*). С боковых сторон ближе к району рубчика семена особенно сжаты. Степень и площадь углубления здесь неодинаковы у разных видов. Особенно эта структурная деталь характеризует семена *G. alsinoides*, *G. pilosa*, *G. spathulifolia* (рис. 1, *1*, *3*, *8*). У отдельных видов выемка имеется лишь с одной

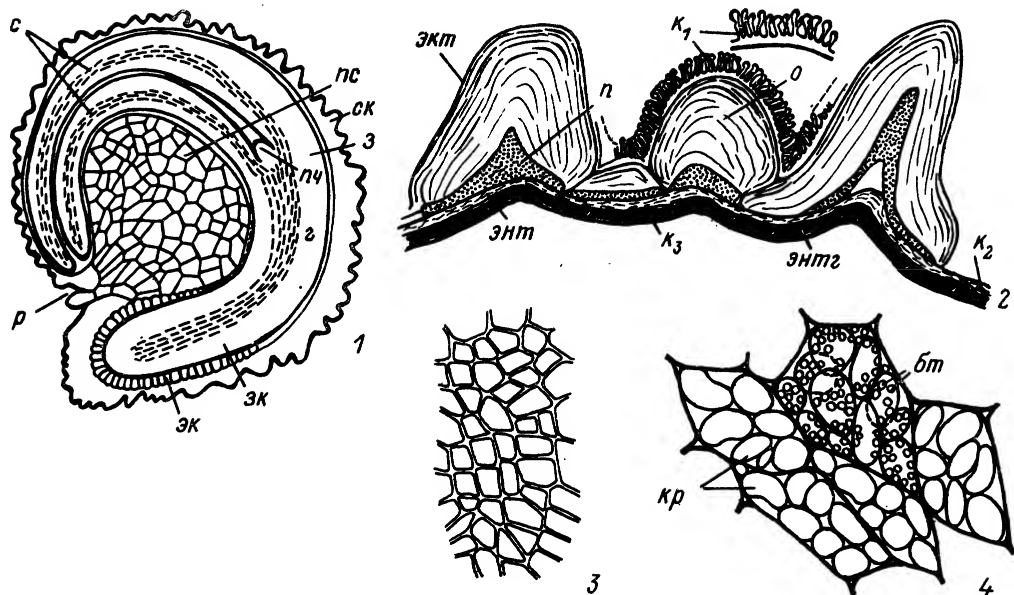


Рис. 2. Строение семени *Gypsophila pilosa.*

1 — продольное сечение семени, *2* — структура зрелой семенной кожуры на продольном срезе, *3* — парадермальный срез эндотегмена, *4* — группа клеток перисперма. *бт* — белковые тельца, *г* — гипокотиль, *з* — зародыш, *зк* — зародышевый корень, $к_1$ — наружная кутикула, $к_2$ — промежуточная кутикула, $к_3$ — внутренняя кутикула, *кр* — крахмальные зерна в клетках перисперма, *о* — утолщенная вторичная оболочка экзотестальной клетки, *п* — полость экзотестальной клетки, *пс* — перисперм, *пч* — почечка, *р* — рубчик, *с* — семядоли, *ск* — семенная кожура, *эк* — эндоспермальный колпачок, *экт* — экзотестальные клетки, *энт* — эндотеста, *энтг* — эндотегмен. (Увел. от 49 до 600).

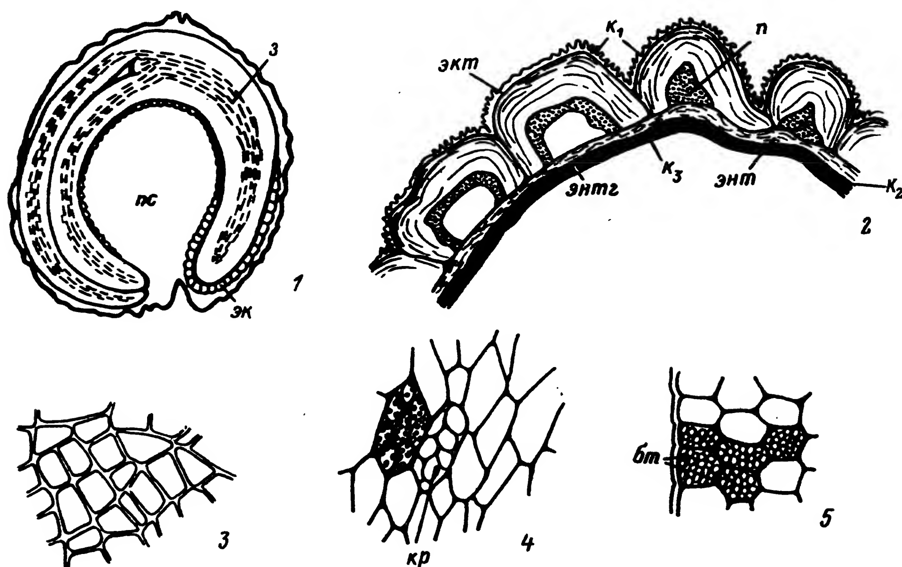


Рис. 3. Строение семени *Gypsophila paniculata.*

1 — продольное сечение семени, *2* — зрелая семенная кожура на продольном срезе, *3* — фрагмент парадермального среза эндотегмена, *4* — группа клеток перисперма, *5* — часть клеток зародыша на уровне гипокотиля на продольном срезе. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

стороны (*G. diffusa*, *G. linearifolia*, *G. paniculata*), что способствует еще большей асимметричности семени (рис. 1, *7*). У семян *G. bicolor* часто сохраняются остатки тканей фуникулуса светлого цвета, похожие на присемянники (рис. 1, *2*), хотя вопрос о наличии присемянников у семян *Gypsophila* еще нуждается в обсуждении. С дорсальной стороны периферическая зона семени (спинка-антирафе) целиком выполнена кольцевидным или подковообразным зародышем. Центральная часть заполнена периспермом (рис. 2, *1*; 3, *1*; 4, *1*; 5, *1*, *3*). Эндосперм сильно редуцирован. Таким образом, морфологическая ось кампилотропного семени *Gypsophila*, определяемая осью зародыша от побегового к корневому апексу, кольцевидно изогнута.

Семенная кожура (СК). Известно, что развитие покровов семени гвоздичных происходит по единому плану (экзотестальные семена) (Harz, 1885; Gibbs, 1907; Kemenes, 1926; Netolitzky, 1926; Rocén, 1927; Wunderlich, 1967; Corner, 1976; и др.). У семян рода *Gypsophila* СК также формируется преимущественно из наружного интегумента, наружная эпидерма которого не только сохраняет свое клеточное строение, но и дифференцируется в плотный слой механических клеток. Остальные слои, в том числе и относящиеся к внутреннему интегументу, остаются тонкостенными и подвергаются дезинтеграции. В зрелых семенах они обычно сохраняются в виде бесструктурной тонкой пленки, где сжимаются и частично облитерируются или полностью разрушаются. В составе бесструктурной части СК, как правило, сохраняются промежуточная (K_2) и внутренняя (K_3) кутикулы. При хорошей окраске и внимательном изучении срезов 8—10 мкм толщ. на световом уровне можно видеть тонкий блестящий слой K_2, разделяющий тестальную и тегминальную части СК.

В процессе созревания семени клетки наружной эпидермы наружного интегумента, преобразуясь в экзотесту, рано увеличиваются в размерах. Одновременно развивается вторичное утолщение наружных периклинальных и радиальных стенок (рис. 2, *2*; 3, *2*; 4, *2*, *3*; 5, *2*, *4*, *5*, *7*, *8*). На поверхности наружных периклинальных стенок образуется толстая скульптурированная кутикула (K_1).

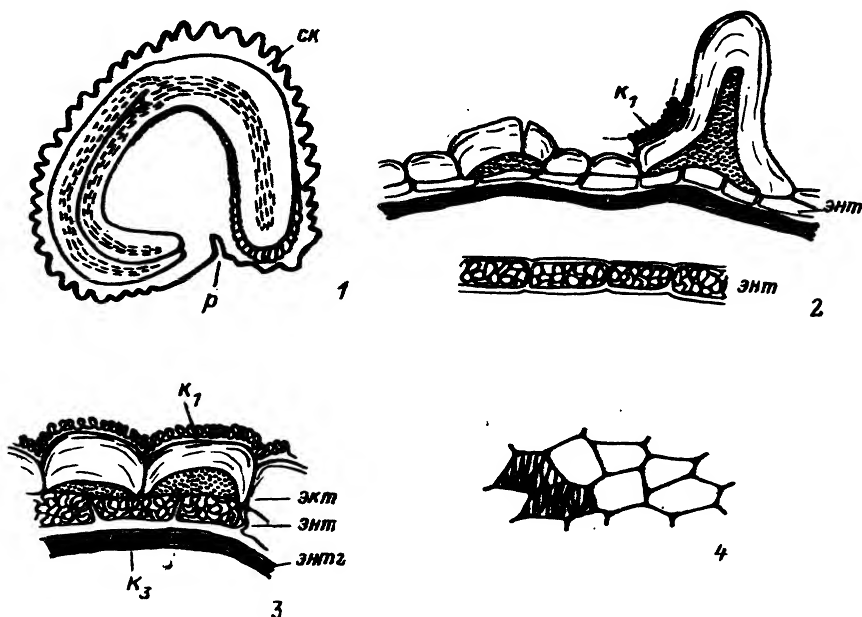


Рис. 4. Строение семени *Gypsophila elegans*.

1 — продольное сечение семени, *2*, *3* — фрагменты семенной кожуры в разных частях семени на поперечном срезе, *4* — группа клеток эндотегмена в районе рубчика. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2, 3.

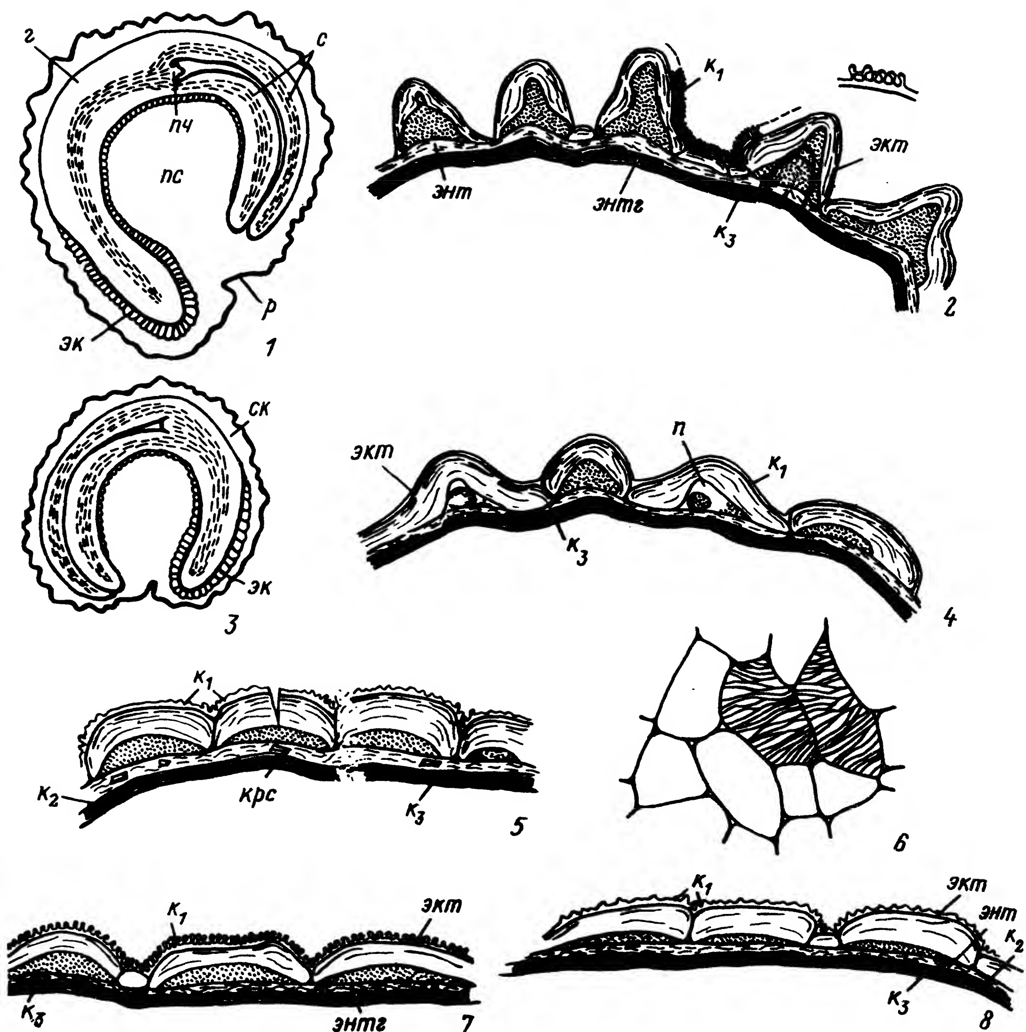


Рис. 5. Особенности строения семени некоторых видов *Gypsophila.*

1, 3 — продольное сечение семени: *1* — *G. linearifolia, 3* — *G. perfoliata; 2, 4, 5, 7, 8* — фрагменты зрелой семенной кожуры на продольном срезе семени: *2* — *G. linearifolia, 4* — *G. perfoliata, 5* — *G. heteropoda, 7* — *G. alsinoides, 8* — *G. spathulifolia; 6* — фрагмент эндотегминальных клеток семенной кожуры *G. heteropoda* в районе рубчика. *крс* — кристаллы эндотестального слоя. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2—4.

Внутренние периклинальные стенки экзотесты всегда остаются тонкими. Во вторичной оболочке экзотестальных клеток семян гвоздичных различают две зоны утолщения: наружную, сильно утолщенную, состоящую из параллельных слоев целлюлозы, и внутреннюю, состоящую из тонких, сплетенных между собой выростов, торчащих внутрь полости клетки, также целлюлозной природы (Kemenes, 1926; Netolitzky, 1926). У всех изученных видов *Gypsophila* (по-видимому, кроме *G. diffusa*) утолщение вторичной оболочки происходит исключительно за счет наружной зоны. Толщина слоев неодинакова и варьирует у разных видов. Ближе к полости клетки она обычно увеличивается. В процессе созревания семени клеточные оболочки, и прежде всего утолщенные, инкрустируются пигментами — производными танинов (фитомеланинами и флобафенами) черного и коричневого цвета разной интенсивности. Наиболее темными

и даже черными, как у *G. paniculata* и *G. pilosa*, оказываются самые наружные слои. На срезах рисунок слоистости повторяет форму наружной периклинальной стенки. Особенно слоистость выражена у семян *G. diffusa*, *G. linearifolia*, *G. paniculata*, *G. perfoliata*, *G. pilosa* и хуже заметна у семян *G. bicolor*, *G. orientalis*, *G. popovii*, *G. spathulifolia.* Нередко у сухих семян *G. bicolor*, *G. elegans* и *G. heteropoda* в толстой оболочке экзотесты можно видеть радиальные трещины-разрывы (рис. 4, *2*; *5*, *5*). Внутренняя зона вторичного утолщения оболочки экзотестальных клеток *G. diffusa* весьма незначительна и образована очень короткими почти незаметными выростами целлюлозы. Из-за сильного утолщения оболочек полости экзотестальных клеток сильно уменьшаются (*G. bicolor*, *G. heteropoda*, *G. diffusa*, *G. paniculata*) (рис. 3, *2*; *5*, *5*) и часто становятся узкощелевидными (*G. alsinoides*, *G. heteropoda*, *G. elegans*, *G. spathulifolia*), сохраняясь только у внутренней периклинальной стенки (рис. *5*, *7*, *8*). У большинства видов они целиком заполнены бурым или темно-коричневым аморфным содержимым (*G. alsinoides, G. bicolor*, *G. elegans*, *G. linearifolia*, *G. orientalis*, *G. popovii*, *G. spathulifolia*) (рис. 4, *2*, *3*; *5*, *2*, *7*, *8*), которое у *G. alsinoides* зернистой консистенции. В качестве содержимого клеток СК гвоздичных упоминаются танины (Gibbs, 1907; Wunderlich, 1967). У наиболее крупных папиллозных клеток *G. pilosa* полости неправильной формы, а танины откладываются слоем разной толщины только у оболочки, тогда как центральная часть клетки может оставаться свободной (рис. 2, *2*). То же самое наблюдается и в непапиллозных клетках экзотесты *G. diffusa*; *G. paniculata* (рис. 3, *2*) и *G. perfoliata*; в узких полостях отдельных клетках у последнего вида нередко встречаются еще и таниновые глобулы (рис. *5*, *4*).

Бесструктурную часть СК, образованную дериватами внутреннего интегумента и слоем внутренней эпидермы наружного интегумента, у гвоздичных иногда считают «внутренней семенной кожурой» в отличие от «наружной семенной кожуры», включающей в себя только специализированную экзотесту клеточного строения (Kemenes, 1926). Естественно, что сильно облитерированная внутренняя СК не может выполнять защитной функции. Эндотеста разрушена у большинства видов и образует бесструктурный тонкий светлый слой без пигментов, у *G. alsinoides* он местами полностью облитерирован. Исключение составляет семенная кожура *G. elegans*, у которой сохраняется клеточная структура эндотестального слоя, состоящего из сжатых в тангенциальном направлении клеток с тонкими светлыми сетчатыми утолщениями оболочки (рис. 4, *2*, *3*). В эндотесте у *G. heteropoda* и *G. orientalis* образуются мелкие кристаллы (рис. *5*, *5*), а ближе к рубчику можно различить клеточное строение эндотестального слоя. Сохранность K_2 и K_3 у разных видов неодинакова; K_2 в зрелых семенах сохраняется в меньшей степени, чем более толстая K_3 (*G. heteropoda*, *G. pilosa*; рис. 2, *2*; *5*, *5*); наибольшую сохранность K_2 имеет в областях, прилегающих к рубчику. В СК *G. alsinoides* и *G. diffusa* K_2 полностью разрушается (рис. *5*, *7*), а в семенах *G. elegans*, *G. linearifolia*, *G. orientalis*, *G. paniculata*, *G. popovii*, *G. perfoliata*, *G. spathulifolia* она сохраняется лишь локальными участками. Производные внутреннего интегумента в зрелой СК представлены эндотегминальным слоем с подстилающей и хорошо сохраняющейся K_3. Экзотегмен разрушается. Эндотегмен всегда бурого цвета, и у большинства видов в слое спрессованных клеток на парадермальных срезах сохраняются очертания клеточных стенок (*G. bicolor*, *G. elegans*, *G. orientalis*, *G. pilosa* и др.) (рис. 2, *3*; 3, *3*). В области рубчика тегминальная часть СК расширена и составлена изодиаметрическими клетками неправильной формы с хорошо заметными блестящими утолщениями оболочек в виде тонких и частых полос (рис. 4, *4*; *5*, *6*). У другой группы видов (*G. alsinoides*, *G. paniculata*, *G. linearifolia*, *G. popovii*, *G. spathulifolia*) эндотегминальный слой гомогенный, лишь частично сохраняющий свою клеточную структуру (рис. 3, *2*; *5*, *2*, *7*, *8*). У *G. diffusa*, *G. heteropoda* и *G. perfoliata* он обычно бесструктурный, но сохраняет клеточное строение только в участках,

близких к рубчику (рис. 5, *4*, *5*). СК *G. linearifolia*, *G. orientalis*, *G. paniculata*, *G. popovii*, *G. spathulifolia* имеет более мощную K_3 по сравнению с другими видами. Имеются также указания на то, что СК у отдельных видов (?) *Gypsophila* обладает двуслойным тегменом (Kemenes, 1926).

Таким образом, структура СК гвоздичных, в том числе и у семян *Gypsophila*, достаточно специализирована, если принять во внимание утверждение о том, что многослойная СК покрытосеменных является исходным типом (Netolitzky, 1926; Corner, 1976; и др.).

Поверхность семени. У всех видов *Gypsophila* поверхность семени скульптурирована, но по-разному. Для того чтобы изучить разнообразие скульптурных образований рельефа, понять их происхождение и определить гомологичные структуры, нами сравнивались световые анатомические срезы, сделанные в разных направлениях, и данные сканирующей электронной микроскопии. К сожалению, при описании поверхности семени гвоздичных многие авторы ограничивались лишь субъективной и очень приблизительной оценкой структуры (например, поверхность «бугорчатая», «волнистая», «гладкая» (?), или поверхность формируют «бугорки», «сосочки», «бородавочки» (?) и т. д.) (Wunderlich, 1967; Кожанчиков, 1970, 1975; Crow, 1979; Aeschimann, 1984; Федосеев, 1988а, б; Царенко, Берестецька, 1989; Шулц, 1989; и др.). С помощью подобной описательной терминологии нельзя объяснить морфологию поверхности, часто очень разнообразной и сложно устроенной. В современной литературе по семенам наиболее удачным является подход, предложенный W. Barthlott (1981, 1984) и развиваемый его школой в серии работ на объектах из разных семейств (Barthlott, Schill, 1981; Barthlott, Ziegler, 1981; Behnke, Barthlott, 1983). Наряду с описательными моментами (формой, размером образований и т. д.) этот подход позволяет учитывать природу элементов рельефа и открывает возможность для логичного выделения трех структурных уровней скульптуры — первичной, вторичной и третичной. Такой метод и терминология являются истинно научными и наиболее удобными для изучения поверхности семени и описательных целей.

Основной структурной единицей поверхности семени *Gypsophila* является экзотестальная клетка со всеми деталями строения наружной периклинальной и радиальных стенок, микрорельефом кутикулы и эпикутикулярных наслоений, которые в комплексе создают общий рельеф семени. Внутренние тонкие периклинальные стенки экзотестальных клеток и нижележащие облитерированные слои СК на структуру поверхности не влияют. Особенности расположения и строения клеток экзотесты в целом характеризуют первичную структуру поверхности семени, ее макроморфологию, которую можно наблюдать на светооптическом уровне. Форма, размер и ориентация клеток варьируют в различных частях семени (спинка-антирафе, латеральные поверхности, район рубчика и микропиле) и подчиняются определенным закономерностям. У всех видов клеточные границы четкие, по которым легко определить форму клеток с поверхности. Характер сочленения клеток неодинаков и зависит от пространственного расположения антиклинальных (радиальных) стенок, прямых или в разной степени извилистых. Прямые границы имеют место преимущественно в области рубчика, извилистые — на спинке и латеральных поверхностях, где клетки более крупные, обычно вытянутые поперек морфологической оси семени и располагающиеся концентрическими рядами, часто в шахматном порядке. С латеральных сторон ближе к рубчику семени клетки становятся изодиаметрическими, размеры их уменьшаются, закономерное расположение нарушается.

Одной из важных черт первичной структуры является характер наружной периклинальной стенки экзотестальной клетки, степень кривизны которой неодинакова в пределах клетки, в разных частях семени и у разных видов. Как правило, максимальное возвышение оболочки имеет место в центре клеточной стенки, а минимальное — у ее границ. Если высота оболочки увеличивается постепенно и незначительно, то с поверхности клетка кажется выпуклой. Однако

срединное возвышение стенки нередко бывает резким и очень значительным, в результате чего формируется папилла (макропапилла) — высокий выступ в центре клетки. Именно это образование поверхности семени гвоздичных иногда называют «бугорком» или «сосочком» (Кожанчиков, 1967, 1975; Crow, 1979; Федосеев, 1988а, б; и др.), а периферическую часть клеточной оболочки — «звездчатым основанием» («бугорок на звездчатом основании»; Кожанчиков, 1967, 1975; «бугорок с отходящими от него лучами»; Wunderlich, 1967). В иных случаях таких бугорков может быть по 2—3 на одной клетке, а нередко бугорком (тупым, коротким или вытянутым) обозначается вся поверхность выпуклой экзотестальной клетки (Barkoudah, 1962; Кожанчиков, 1967, 1975; Шулц, 1989; и др.). В другой группе источников поверхностные клетки семени гвоздичных подобной структуры характеризуются как папиллозные (Gibbs, 1907; Kemenes, 1926; Netolitzky, 1926; Rocén, 1927; Corner, 1976; Boesěwinkel, Bouman, 1984; и др.). У семян *Gypsophila* выпуклые клетки экзотесты с самыми высокими папиллами, как и с самыми извилистыми антиклинальными стенками, обычно слагают СК над зародышем и в меньшей мере — на латеральных сторонах семени. В районе рубчика макроморфология поверхности сильно меняется: уменьшаются размеры клеток, исчезают папиллозность и извилистость радиальных стенок. Над апексом зародышевого корня клетки обычно прямоугольной формы и вытянуты по оси семени. Над верхушками семядолей поперечная клеточная ориентация часто сохраняется.

Макроморфологическое разнообразие клеток экзотесты разных видов *Gypsophila* связано с отдельными признаками или комплексом признаков, по-разному сочетающихся между собой. Самыми высокими коническими булавовидными папиллами по всей поверхности выделяются семена вида *G. pilosa*, у которого клетки папиллозные даже в области рубчика (рис. 1, *1*; 2, *1*, *2*; Сравнительная анатомия семян, 1991). Мельчайшие семена *G. linearifolia* обладают максимально извилистыми антиклинальными стенками по всей поверхности (рис. 1, *4*, *15*), кроме района рубчика, и, как правило, изодиаметрическими «лопастными» клетками по срединной линии спинки. У семян *G. elegans*, *G. orientalis* папиллозность умеренная (рис. 1, *5*), главным образом на спинке и в меньшей степени на прилежащих к ней латеральных частях. Подобная структура поверхности экзотесты встречается у некоторых семян *G. linearifolia* (явление, похожее на гетероспермию (?), требует уточнения) (ср. *4* и *14* на рис. 1). У *G. orientalis* клетки имеют выраженные V-образные границы (рис. 1, *16*) в отличие от *G. elegans*, радиальные оболочки которой слабо извилистые. У других видов наружные периклинальные оболочки экзотесты неодинаково выпуклые (*G. alsinoides*, *G. bicolor*, *G. diffusa*, *G. paniculata*, *G. spathulifolia*) (рис. 1, *2*, *3*, *7*, *8*, *11*, *12*) или почти ровные и слабо выпуклые (*G. heteropoda*, *G. paniculata*), иногда с встречающимися локальными неглубокими вогнутыми участками в пределах клетки (рис. 1, *10*). На семенах *G. bicolor* имеются отдельные невысокие папиллы, но только в рядах клеток на границе между спинкой и боковыми участками (рис. 1, *2*). Плоское семя *G. perfoliata* характеризуется почти ровными клетками экзотесты с латеральных сторон (рис. 1, *9*), но достаточно выпуклыми на спинке в виде невысокого гребня; такой гребень отсутствует у вида *G. heteropoda*, у которого семя в целом гладкое (Сравнительная анатомия семян, 1991) и только в районе рубчика имеет несколько выпуклые клетки. У *G. alsinoides* немногие клетки экзотесты, непосредственно прилегающие к рубчику, имеют мелкие булавовидные папиллы (рис. 1, *3*, *13*). Такой оригинальной структуры хилярных клеток не отмечено у семян других изученных видов *Gypsophila*.

Микроморфология наружной кутикулы (K_1) экзотестальных клеток определяет вторичную скульптуру **поверхности семени**, которая накладывается на первичную. Толщина внутреннего непрерывного слоя K_1 в сочетании с разнообразием ее скульптуры на поверхности семени варьируют у разных видов, кроме семян *G. perfoliata* с совершенно гладкой K_1. Скульптурные кутикулярные

элементы представлены мельчайшими бугорками разной высоты (микробугорками) или неодинаково длинными ворсинками и выростами (микропапиллами), по-разному распределенными на клетке и поверхности семени. Наибольшая густота, как и максимальная высота, наблюдается над антиклинальными стенками клеток, обычно расположенных в районе рубчика (*G. bicolor*, *G. diffusa*, *G. heteropoda*, *G. linearifolia*, *G. paniculata*) (рис. 1, *10*, *14*, *16*; 3, *2*; 5, *5*; Сравнительная анатомия семян, 1991). У высокопапиллозных клеток экзотесты *G. pilosa*, *G. elegans*, *G. linearifolia*, *G. orientalis* длинные микропапиллы обычно не видны на вершине экзотестальных клеток. Семена *G. alsinoides*, *G. elegans*, *G. linearifolia*, *G. pilosa*, *G. spathulifolia* характеризуются равномерным, с одинаковой степенью густоты расположением кутикулярных образований на всех клетках семени (рис. 1, *11—15*; 2, *2*; 3, *2*, *3*; *5*, *2*, *7*). Форма микропапилл, как и степень их густоты, образование между ними анастомозов — постоянные видовые признаки. Самые высокие микропапиллы булавовидной формы, с апикальными в виде «головок» утолщениями, иногда ветвящиеся и нередко переплетающиеся между собой, со множеством анастомозов, густо расположенные, образуются у *G. pilosa* (рис. 2, *2*). Подобной формы микропапиллы, но уже меньших длины и густоты, а также с меньшим числом анастомозов характеризуют семена *G. alsinoides*, *G. elegans*, *G. linearifolia* (рис. 4, *2*, *3*; *5*, *2*, *7*; 1, *12*, *13*). У *G. orientalis* микропапиллы конические, с острой верхушкой, образуют многочисленные анастомозы между собой и к тому же, как у *G. linearifolia*, погружены в толстый слой воска, поэтому на некоторых участках поверхности выглядят как микробугорки (рис. 1, *14—16*). У всех изученных многолетних видов (*G. bicolor*, *G. diffusa*, *G. paniculata*, *G. popovii*), а также отдельных однолетних (*G. heteropoda*, *G. spathulifolia*) кутикулярные микропапиллы довольно низкие, их, скорее, можно отнести к микробугоркам (рис. 3, *2*; *5*, *5*, *8*; 1, *10*, *11*). У семян *G. diffusa* микробугорки с апикальными утолщениями; K_1 блестящих семян *G. perfoliata* абсолютно гладкая, без скульптурных образований (рис. *5*, *4*; 1, *9*; Сравнительная анатомия семян, 1991). То же самое наблюдается у клеток, окаймляющих микропиле.

Третичная скульптура поверхности семени связана с появлением и определенной локализацией эпикутикулярных структур и наслоений, иногда существенно дополняющих тонкий кутикулярный микрорельеф. У семян гвоздичных третичная скульптура изучена крайне недостаточно. В литературе имеются лишь редкие фрагментарные замечания (Netolitzky, 1926; Сравнительная анатомия семян, 1991). К эпикутикулярным наслоениям семян *Gypsophila* относятся воск, а также сферокристаллы извести. Воск встречается преимущественно в виде неравномерного прерывистого слоя и неправильной формы глыбок и пластинок, неодинаково сосредоточенных на поверхности клеток и семени у разных видов. Исключение среди изученных видов, пожалуй, составляет *G. pilosa*, у которого встречаются еще и оформленные кристаллоподобные звездчатые образования воска.

Особенности перисперма, эндосперма и зародыша. Обильный перисперм, занимающий центральное положение, является основной специализированной запасающей тканью зрелого семени (рис. 2, *1*; 3, *1*; 4, *1*; 5, *1*, *3*). Клетки его крупные, изодиаметрические, с тонкими оболочками и целиком заполнены главным образом зернами простого крахмала и в меньшей мере мелкими белковыми глобулами (рис. 2, *4*; 3, *4*). 1—2 наружных мелкоклетных слоя перисперма семян *G. alsinoides* и *G. bicolor* в основном содержат белок. У разных видов *Gypsophila* форма и размеры крахмальных зерен варьируют. Так, у *G. pilosa* среди обычно крупных овальных или удлиненных зерен попадаются зерна с одной стороны вогнутые (рис. 2, *4*), у *G. elegans* они неопределенной неправильной формы, у *G. heteropoda* — с хорошо заметными центром и отходящими от него лучами. У семян *G. alsinoides* крахмальные зерна состоят из мелких гранул полигональной формы, сильно отличающихся друг от друга

размерами (сложные крахмальные зерна?). Для семян *G. altissima* отмечаются простые крахмальные зерна, размеры которых изменяются в пределах 1.0—5.5 мкм (Nägeli, 1858). В литературных источниках в качестве запасного вещества перисперма семян гвоздичных обычно упоминается только крахмал (Netolitzky, 1926; Corner, 1976; Турсунов, 1988; и др.). Жаль, что в некоторых известных систематических сводках (Hutchinson, 1973), в последней авторитетной монографии по таксономии рода *Gypsophila* (Barkoudah, 1962) и в отдельных оригинальных работах (Янкулов, 1970) основная запасающая ткань семени именуется «эндоспермом». Эндосперм у изученных видов представлен лишь в виде 1—2 слоев клеток, облегающих главным образом зародышевый корень, и образует так называемый «эндоспермальный колпачок» (рис. 2, *1*; 3, *1*; 4, *1*; 5, *1*, *3*). С периферической стороны семени он расположен ниже гипокотиля, о чем свидетельствуют некоторые авторы и на примере других гвоздичных (Rocén, 1927; Турсунов, 1983). По этому признаку можно судить о длине зародышевого корня и гипокотиля. Внутри семени эндоспермальный колпачок может облегать зародыш почти полностью, включая семядоли (*G. linearifolia*, *G. paniculata*, *G. perfoliata*). Это наводит на мысль о посреднической роли эндосперма между периспермом и зародышем (Турсунов, 1983, 1988). В эндоспермальных клетках нами обнаружены белок и масло в отличие от имеющихся сведений по гвоздичным, где отмечалось наличие только белка (Турсунов, 1988).

Крупный зародыш семян *Gypsophila*, подковообразный по форме, занимает периферическое положение, дифференцирован на длинные семядоли и почти такой же длины гипокотиль-корневую часть. В районе корневого апекса у многих видов семя образует выступающий клювик (рис. 1, *1—8*; 2, *1*; 3, *1*; 4, *1*; 5, *1*, *3*). Почечка совсем не развита и состоит из группы меристематических клеток, оформленных в виде выпуклого или плоского апекса (рис. 2, *1*; 3, *1*; 4, *1*). У *G. linearifolia* она представлена примордиальным валиком зачатка первого настоящего листа и медианным выпуклым апексом (рис. 5, *1*). Все клетки зародыша запасают белок и масло в дисперсном состоянии (рис. 3, *5*). Крахмал не обнаружен. Многочисленны мелкие белковые тельца, обычно одинаковые по размерам и форме, в зародыше *G. elegans* они несколько крупнее, чем в перисперме. Зародыш имеет прокамбиальную систему, которая заходит далеко в корневую ось и семядоли.

Заключение

Семена *Gypsophila* L. s. l. имеют единый морфологический план строения, а значит, и целый ряд стабильных признаков. Общий тип кампилотропного семязачатка, сохраняющийся в процессе развития семени, находит свое отражение в максимальном развитии его дорсальной зоны с крупным периферическим, хорошо дифференцированным зародышем и центральным запасающим периспермом. Вентральная сторона семени при этом оказывается локально сосредоточенной в районе рубчика. Постоянны также и закономерности в распределении запасных веществ: крахмал откладывается только в перисперме, липиды — в зародыше и редуцированном эндосперме, а белки распределены во всех основных тканях семени, но главным образом сконцентрированы в зародыше. К константным родовым признакам следует также отнести происхождение и структуру экзотестальной семенной кожуры (СК). Защитным механическим слоем здесь является крупноклетная экзотеста с сильно утолщенными стенками, а тонкая внутренняя часть СК подвергается сильной деструкции.

Вариации в структуре экзотестальных клеток имеют два аспекта — видовую специфику и вариабельность в разных частях кампилотропного семени. Характерное расположение, форма и размеры клеток на поверхности семени, по-видимому, тесно связаны с особенностями роста кольцевидного зародыша. Наиболее крупные экзотестальные клетки расположены на дорсальной и прилегающих

к ней латеральных сторонах семени, где они ориентированы радиально и обычно поперек морфологической оси семени. Подобная ориентация клеток сохраняется и над верхушками семядолей, однако размеры клеток в районе рубчика сильно уменьшаются. Над зародышевым корнем клетки, как правило, прямоугольные и вытянутые вдоль оси зародыша. Наиболее интересной в биологическом отношении особенностью структуры СК у большинства папиллозных семян является то, что клетки экзотесты, облегающие зародыш, имеют максимальную поверхность при минимальном объеме. Структурно это достигается двумя путями — увеличением кривизны наружных периклинальных оболочек и усилением извилистости антиклинальных. Благодаря извилистости антиклинальных стенок увеличивается протяженность контакта поверхности между стенками, а следовательно, достигаются более прочное сочленение и плотная упаковка клеток экзотестального слоя. На ранних этапах развития семени в процессе роста зародыша подобная структура способствует растяжению клеток в поверхность без нарушения целостности защитного слоя. Укрепление СК происходит также за счет инкрустации клеточных оболочек экзотесты фитомеланинами и флобафенами, и в первую очередь вторично утолщенных оболочек, где одновременно наблюдается слабое одревеснение. Далее процесс накопления пигментов продолжается внутрь клетки. Флобафены откладываются сначала с внутренней стороны оболочки, потом заполняют всю полость клетки. Перечисленные структурные особенности экзотесты, безусловно, способствуют осуществлению защитной функции СК на всех этапах развития семени. Выпуклая структура экзотестальных клеток, особенно у папиллозных очень мелких семян, возможно, выполняет еще и приспособительную роль для удержания почвенного комка и заякоревания при попадании в субстрат и прорастании семени.

Ряд признаков внешней морфологии (цвет, форма, размеры, скульптура поверхности) выявляет видовые различия семян *Gypsophila*. Семена различаются и по некоторым деталям строения зародыша, перисперма (например, форме и размеру крахмальных зерен), а также структурным особенностям внутренних слоев СК. Особую роль в видовом разнообразии играет строение экзотестальных клеток, которые различаются у разных видов, поэтому их видовые признаки имеют наибольшую диагностическую ценность. Каждый вид обладает целым рядом специфических черт в структуре экзотестальной клетки. Прежде всего это относится к общей форме клетки, зависящей от степени утолщения и пространственного расположения оболочки. При сравнении семян целесообразнее учитывать форму клетки над зародышем.

Увеличение папиллозности экзотестальной клетки, как правило, коррелирует с обилием скульптуры и микроморфологическим разнообразием кутикулярного покрова. Ярким примером подобной структурной закономерности являются остропапиллозные семена *G. pilosa* с высокими кутикулярными микропапиллами, ветвящимися и переплетающимися между собой, имеющими множество анастомозов. Кроме того, у *G. pilosa* обнаружены кристаллоподобные наслоения воска. В группе изученных видов только *G. pilosa* является представителем подрода *Pseudosaponaria* F. Williams (Barkoudah, 1962). В настоящее время в основном по признакам репродуктивных органов этот вид выделен в ранг самостоятельного монотипного рода — *Pseudosaponaria* (F. Williams) Ikonn. (*P. pilosa* (Huds.) Ikonn.) (Иконников, 1978; Шульц, 1983). Все выявленные особенности строения семени вида *G. pilosa*, сильно отличающие его от других изученных видов из подрода *Gypsophila*, не противоречат, а, наоборот, подтверждают правильность выделения рода *Pseudosaponaria* из рода *Gypsophila*.

Признаки ультраструктурной организации наружной кутикулы K_1, безусловно, существенны для характеристики вида, но не менее важно их значение в систематике более крупных внутриродовых таксонов. Так, *G. perfoliata*, являясь единственным представителем с абсолютно гладкой K_1, явно выпадает из серии изученных по этому признаку видов. Объединяемый вместе с *G. bicolor* и

G. paniculata в одну секцию *Paniculaeformis* F. Williams вид *G. perfoliata* относится в то же время к особой подсекции *Trichotomae* F. Williams (Barkoudah, 1962). Он интересен еще и тенуинуцеллятным семязачатком (Rocén, 1927) — редкой у гвоздичных особенностью эмбриологического развития семени. Микрорельеф K_1 семян *G. bicolor* и *G. paniculata* в отличие от *G. perfoliata* образован низкими микропапиллами или микробугорками.

Секция *Dichoglottis* Boiss. подрода *Gypsophila* в трактовке Y. Barkoudah (1962), объединяющая большинство изученных видов (*G. diffusa*, *G. elegans*, *G. heteropoda*, *G. linearifolia*, *G. orientalis*, *G. spathulifolia*), по общей морфологии семени, и в частности по строению экзотесты, является полиморфной группой. С учетом варьирования формы и размера их семена сильно различаются еще и первичной, и вторичной структурами поверхности. Среди них выделяется группа видов *G. elegans*, *G. linearifolia*, *G. orientalis* с умеренно папиллозными семенами и обильным, одинаково густым, сложного строения кутикулярным микрорельефом поверхности. Семена *G. linearifolia* выгодно отличаются от них своими размерами и характерными «лопастными» клетками экзотесты. Семя *G. spathulifolia* характеризуется вогнутым желобком на дорсальной стороне, равномерностью в строении экзотестальных клеток и расположении микробугорков K_1. Асимметричное по форме семя *G. alsinoides* только со стороны рубчика имеет папиллозные клетки экзотесты, которые в других частях семени папиллозностью не обладают, но имеют равномерно густые по всей поверхности, булавовидные, средней высоты кутикулярные микропапиллы. Положение этого вида в системе гвоздичных до сих пор не определено: периодически его включают в разные роды (*Arenaria*, *Dichoglottis*, *Stellaria*). По форме, размерам, макро- и микроморфологии экзотесты наиболее близкими между собой являются семена видов *G. elegans* и *G. orientalis*, однако последний вид рассматривается таксономистами в составе рода *Saponaria* (Горшкова, 1936; Шулц, 1989). Объединение *G. orientalis* и *G. spathulifolia* в род *Saponaria* L. (*S. orientalis* L., *S. spathulifolia* (Fenzl) Vved.), как это предлагали С. Горшкова (1936) и А. Введенский (1953), равно как *G. alsinoides* и *G. linearifolia* в род *Dichoglottis* Fisch. et Mey. (*D. alsinoides* (Bunge) Walp., *D. linearifolia* Fisch. et. Mey.), по структуре семени не подтверждается. Семена этих видов, как описано выше, сильно различаются как по размерам, так и по строению экзотесты.

Намечается связь структуры поверхности семени с характером жизненной формы растения. Среди изученных многолетних форм большинство видов обладает непапиллозными семенами, экзотеста которых, как правило, состоит из слабо выпуклых клеток с тенденцией к сглаживанию кутикулярного покрова (среди них встречаются виды с гладкой K_1). Только у полукустарничка *G. popovii* семена папиллозные, но с низкими кутикулярными микробугорками; этот вид в настоящее время исключен из рода *Gypsophila* и выделен в самостоятельный род *Kuhitangia* Ovcz. (Овчинников, 1968). Экзотестальные клетки семян однолетних видов имеют более выраженную папиллозность, более разнообразную скульптуру кутикулярного покрова и более богатый состав эпикутикулярных образований. В качестве исключения среди изученных однолетников можно привести бесскульптурное матовое семя *G. heteropoda* со слабо выпуклыми клетками экзотесты, но с неровной образующей микробугорки K_1. Непапиллозные семена *G. spathulifolia* и *G. alsinoides* хотя и отличаются достаточно выпуклыми экзотестальными клетками, также обладают рельефной K_1. Эти однолетние виды из рода *Gypsophila* исключены и отнесены к родам *Saponaria* и *Dichoglottis* (Горшкова, 1936; Введенский, 1953). Таким образом, у семенной кожуры более продвинутых однолетних форм намечается тенденция к увеличению поверхности экзотестальных клеток и кутикулярного покрова по сравнению с многолетними видами. Внешняя морфология и характер поверхности семени у изученных представителей рода *Gypsophila* s. str., в который в основном вошли многолетние виды, менее разнообразны, чем у *Gypsophila* s. l. Литературные источники (Ко-

жанчиков, 1970, 1975) и собственные наблюдения свидетельствуют о том, что единый морфологический тип кампилотропного семени с экзотестальной семенной кожурой, по-видимому, характеризует довольно крупный таксон надродового ранга сем. *Caryophyllaceae* с группой родов *Agrostemma*, *Arenaria*, *Cerastium*, *Dichoglottis*, *Gypsophila*, *Kuhitangia*, *Melandrium*, *Sagina*, *Saponaria*, *Silene*, *Stellaria* и др. В пределах семейства кампилотропный тип считается более архаичным и исходным типом семени (Kemenes, 1926; Кожанчиков, 1975; Турсунов, 1988).

Авторы благодарят С. С. Иконникова за консультации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Введенский А. И. Роды *Gypsophila* — Качим, *Saponaria* — Мыльнянка // Флора Узбекистана. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1953. Т. 2. С. 422—427. — *Горшкова С. Г.* Род *Saponaria* L. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936. Т. 6. С. 861—869. — *Иконников С. С.* Заметки о гвоздичных (*Caryophyllaceae*). О роде *Pseudosaponaria* (F. Williams) Ikonn. // Нов. сист. высш. раст. 1978 (1979). Т. 15. С. 144—149. — *Кожанчиков В. И.* Морфологические признаки семян семейства *Caryophyllaceae* и возможные пути их эволюции // Бот. журн. 1967. Т. 52. № 9. С. 1277—1286. — *Кожанчиков В. И.* Морфолого-географическое исследование семейства *Caryophyllaceae* европейской части СССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1970. 18 с. — *Кожанчиков В. И.* Изменчивость морфологических признаков семян представителей сем. *Caryophyllaceae* Juss. // Вопр. сравнительной морфологии семенных растений. Л.: Наука, 1975. С. 108—126. — *Овчинников П. Н.* Род *Kuhitangia* Ovcz. // Флора ТаджССР. Л.: Наука, 1968. Т. 3. С. 664. — *Сравнительная* анатомия семян. Сем. *Caryophyllaceae*. Л.: Наука, 1991. Т. 3. С. 40—50. — *Тахтаджян А. Л.* Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с. — *Турсунов Ж.* Семяпочка и женский гаметофит у *Gypsophila paniculata* L. и *G. trichotoma* Wend. // Морфологические особенности дикорастущих растений Узбекистана. Ташкент: ФАН, 1974. С. 111—115. — *Турсунов Ж. Ю., Матюнина Т. Е.* Сем. *Caryophyllaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Phytolaccaceae—Thymelaeaceae*. Л.: Наука, 1983. С. 39—47. — *Турсунов Ж. Ю.* Антэкология и эмбриология сапониноносных гвоздичных Средней Азии. Ташкент: ФАН, 1988. 198 с. — *Федосеев Г. Е.* Анатомо-морфологическое исследование семян представителей родов *Melandrium* Roehl. и *Silene* L. // Бюл. МОИП. Биол. науки. 1988а. № 6. С. 58—67. — *Федосеев Г. Е.* О морфологических признаках семян *Melandrium sachalinense* (Fr. Schmidt.) Kudo и *M. akinfievii* (Schmalh.) Schischk. (*Caryophyllaceae*) // Бюл. МОИП. Биол. науки. 1988б. № 10. С. 60—65. — *Царенко О. М., Берестецька Т. Б.* Анатомична будова спермодерми видів родів *Gypsophila* L. та *Psammophilliela* Ikonn. флори України // Укр. бот. журн. 1989. Т. 46. № 2. С. 42—46. — *Шулц В. А.* О морфологических особенностях и географическом распространении рода *Pseudosaponaria* (*Caryophyllaceae*) // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 2. С. 214—218. — *Шулц В. А.* Род мыльнянка (*Saponaria* L. s. l.) во флоре СССР. Рига: Зинатне, 1989. 127 с. — *Янкулов Й. К.* Биологические особенности семян *Gypsophila paniculata* L. и *G. altissima* L. // Раст. ресурсы. 1970. Т. 6. Вып. 2. С. 291—299. — *Aeschimann D.* Etude biosystematique du *Silene vulgaris* (*Caryophyllaceae*) dans le domeine alpin. Morphologie de la graine. // Candollea. 1984. Vol. 39. N 1. P. 135—149. — *Barkoudah Y. I.* A revision of *Gypsophila*, *Bolanthus*, *Ankyropetalum* and *Phryne* // Meded. Bot. Mus. Herb. Rijks. Univ. Utrecht. 1962. N 188. 203 p. — *Barthlott W.* Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects // Nord. J. Bot. 1981. Vol. 1. N 3. P. 345—355. — *Barthlott W., Schill R.* Oberflächenskulpturen bei höheren Pflanzen // Progr. Bot. 1981. Bd 43. S. 27—38. — *Barthlott W., Ziegler B.* Mikromorphologie der Samenschalen als systematisches Merkmal bei Orchideen // Ber. Dtsch. Bot. Ges. 1981. Bd 94. H. 2. S. 267—273. — *Barthlott W.* Microstructural features of seed surfaces // Syst. Assoc. 1984. Spec. Vol. 25. P. 95—105. — *Behnke H. D., Barthlott W.* New evidence from the ultrastructural and micromorphological fields in angiosperm classification // Nord. J. Bot. 1983. Vol. 3. N 1. P. 43—66. — *Boešewinkel F., Bouman F.* The Seed: Structure // Embryology of angiosperms / Ed. by B. M. Johri. Berlin; Heidelberg, 1984. P. 567—610. — *Corner E. J. H.* The seed of Dicotyledons. London, 1976. Vol. 1. 311 p.; Vol. 2. 552 p. — *Crow G.* The systematic significance of seed morphology in *Sagina* (*Caryophyllaceae*) under scanning electron microscopy // Brittonia. 1979. Vol. 31. N 1. P. 56—63. — *Engler A.* Syllabus der Pflanzenfamilien. Bd 2. Berlin, 1964. 666 S. — *Gibbs L. S.* Notes on the development and structure of the *Alsinoideae* // Ann. Bot. 1907. Vol. 21. N 31. P. 25—55. — *Harz E. D.* Landwirtschaftliche Samenkunde. Bd 2. Berlin, 1885. S. 555—1362. — *Hutchinson J.* The families of flowering plants. 3 ed. Oxford, 1973. 968 p. — *Kemenes B.* Vergleichende Daten zur inneren Morphologie der Caryophyllaceen. Samenschale mit besonderer Berücksichtigung der *Silenoideae* // Bot. Közlemények. Budapest, 1926. Bd 23. H. 4. S. 22—27. — Nägeli C. Die

Stärkekörner. Zurich, 1858. 621 S. — *Netolitzky F.* Anatomie der Angiospermen-Samen // Handb. Pflanzenanat. Bd 10. Berlin, 1926. 365 S. — *Pax F., Hoffmann K. Caryophyllaceae* // A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. 2 Aufl. Leipzig, 1934. Bd 16c. S. 351—354. — *Rocén T.* Zur Embryologie der Centrospermen. Dis. Upsala, 1927. 184 p. — *Wunderlich R.* Some remarks on the taxonomic significance of the seed coat // Phytomorphology. 1967. Vol. 17. N 4. P. 301—311.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 21 X 1991

SUMMARY

The seed anatomy and ultrastructure of 12 *Gypsophila* L. s. l. species were investigated. The light and scanning electron microscope were used. The campiloptropous seed with exotestal seed-coat is characteristic for the genus. The external seed morphology, the peculiarities of the exotestal cells structure, including the diversity of macro- and micromorphology of the surface belong to the constant features of the species. Micromorphological diversity of the thin microrelief of the cuticular covering has been shown. The revealed features of the ultrastructure of the seed surface can be used in the taxonomy of the genus. The preliminary conclusion about the connection between the structure of exotesta and its protecting function, as well as the plant's vital form was made. The conclusion was made about the similarity of the seed campilotropous type in a number of modern genera of the *Caryophyllaceae* family.

УДК 581.9.018.3 + 551.8 : 551.794 (470.22)

Г. А. Елина, Р. М. Лебедева

ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ И ПАЛЕОГЕОГРАФИЯ ГОЛОЦЕНА КАРЕЛЬСКОГО БЕРЕГА ПРИБЕЛОМОРСКОЙ НИЗМЕННОСТИ

G. A. ELINA, R. M. LEBEDEVA. DYNAMICS OF VEGETATION AND HOLOCENE PALAEOGEOGRAPHY OF THE KARELIAN COAST OF THE PRIBELOMORSKAYA LOWLAND

Голоцен Прибеломорской низменности в пределах Карелии изучен очень неравномерно. Особенно мало данных по Карельскому ее берегу. Исследования проводились здесь с помощью комплекса апробированных и оригинальных методов, что повысило уровень достоверности проводимых реконструкций. В результате получен уникальный материал по динамике растительности и природной среды в позднеледниковье и в голоцене за 11 000-летний интервал. Оказалось, что зональная растительность постоянно испытывала на себе влияние крупного холодного водоема и поэтому носила специфические черты. Деятельность моря сказывалась на развитии болот и интенсивности заболачивания территории, что определялось колебаниями базиса эрозии, в свою очередь зависящего от динамики уровенного режима моря.

Прибеломорская низменность (рис. 1), окаймляющая Белое море, давно привлекает внимание ботаников, ландшафтоведов, геологов и палеогеографов. И если с точки зрения геологии она изучена достаточно полно, то многие вопросы палеоботаники и палеогеографии до сих пор не совсем ясны; среди них — время освобождения низменности от вод приледникового водоема, частота трансгрессий и регрессий, уровни подъема воды и, как следствие, темпы и направленность сукцессионных процессов, а также степень зависимости их от трансрегрессивной деятельности моря. Поэтому большой интерес представляют две спорово-пыльцевые диаграммы, вновь полученные из северной, наименее изученной части низменности, характеризующие типичные для нее модельные территории (полигоны *I* и *II*). Ценность одной из диаграмм повышается благодаря очень большой глубине органогенных отложений (более 10 м), что впервые обнаружено на Севере Карелии. В этих диаграммах приведен материал, который позволил пересмотреть некоторые сложившиеся представления и дать им более точное толкование.

Прибеломорская низменность ограничена с запада изогипсой 100 м над ур. м.; ширина ее различна — от 30 до 100 км. По основным природным показателям она делится на две части примерно по 65°45′ с. ш. — на северную, расположенную вдоль Карельского берега Белого моря, и южную, примыкающую к Поморскому берегу. Низменность на большей части сложена осадками морского и озерно-ледникового генезиса, местами она террасирована, слабо наклонена в сторону моря и сильно заболочена (до 80%). В северной ее части равнинность нарушена грядами денудационно-тектонического генезиса (Бискэ, 1959), поэтому заболоченность снижается здесь до 50%.

На всей низменности преобладают сосновые северотаежные леса: в северной части они составляют 85—90, в южной — 60—65%; остальное — еловые леса (Яковлев, Воронова, 1959). Имеются различия и в типах болот: в южной части это олиготрофные сфагновые грядово-мочажинные и дистрофные лишайниково-печеночные грядово-озерковые (географический тип южноприбеломорский); в

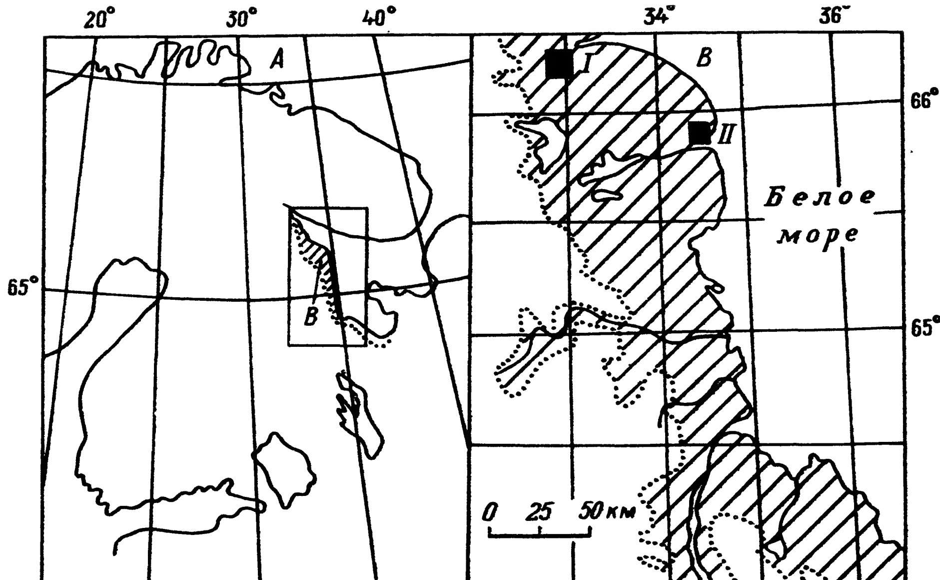


Рис. 1. Прибеломорская низменность (*А*, *В*) и местоположение исследованных полигонов (*I*, *II*).

северной к ним примешиваются или даже доминируют другие, среди которых наиболее часты евтрофно-мезотрофные грядово-мочажинные и грядово-озерковые болота (географический тип *аапа*).

Как видно, Прибеломорская низменность по многим природным показателям выделяется в самостоятельную территорию (Цинзерлинг, 1932; Кац, 1948; Казакова, 1961; Юрковская, 1971), что определяется всей историей ее формирования и развития.

Для северной части низменности до сих пор известен лишь один разрез торфяного болота (глубиной 7 м), исследованный палинологически (Бискэ и др., 1961) и датированный суббореалом. Южная часть низменности изучена значительно более полно, причем минерагенные отложения датированы позднеледниковым (Лаврова, Ладышкина, 1965; Девятова, 1976), а органогенные (торф, сапропель) — бореальным или атлантическим (Елина, 1981) временем.

Чтобы получить представление хотя бы о времени массового возникновения и распространения болот в северной части низменности, был использован метод зависимости прироста торфа от типа залежи (Елина и др., 1984). Расчеты показали, что разные типы болот возникли здесь 5000—6000 лет назад (далее — л. н.). Однако возник вопрос: можно ли подстилающие торф минеральные отложения по аналогии с южной частью низменности датировать позднеледниковьем? А если да, то какой генезис имеют осадки, сформировавшиеся ранее 6000 л. н.? Была ли покрыта северная часть низменности пресными или солеными водами в позднеледниковье? Вопросов было много, и после анализа новых диаграмм на часть из них были найдены ответы.

Один из вновь исследованных разрезов характеризовал территорию, расположенную к северу от 60° с. ш. (66° 10′ с. ш. и 33° в. д.). Это **полигон** *I* площадью примерно 25 тыс. га (рис. 1, *В*; 2, *I*), находящийся на расстоянии около 50 км от берега моря и на высоте 80—85 м над ур. м. Здесь преобладает грядовый рельеф с широтным простиранием отдельных элементов, местами встречаются волнистые равнины озерно-ледникового генезиса. Чехол четвертичных отложений на грядах невелик, основание гряд сложено кристаллическими породами, нередко выступающими на поверхность. Размерность узких и длинных гряд и таких же депрессий 0.5 × 5 км, относительные превышения гряд 5—15 м.

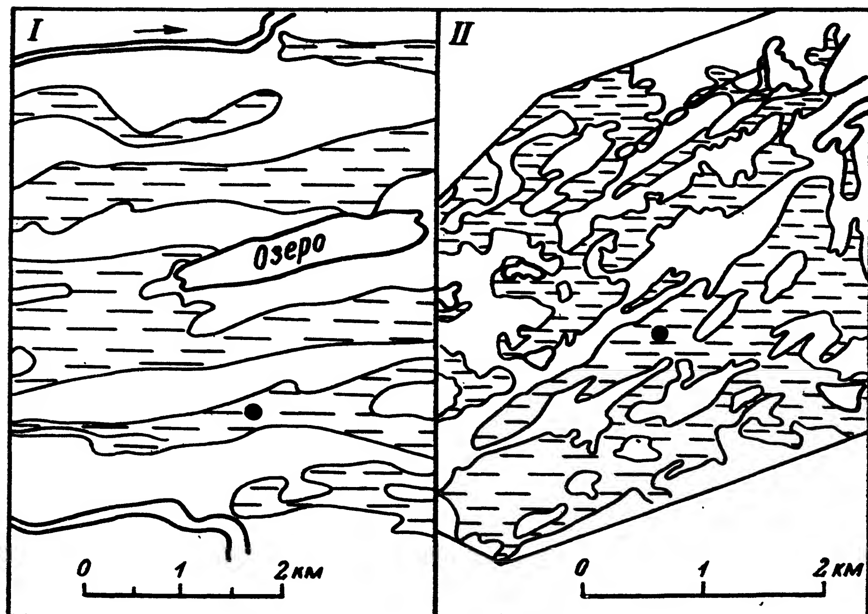


Рис. 2. Рельеф исследованных полигонов.

На полигоне *I* — широтное простирание элементов рельефа, на полигоне *II* — с юго-запада на северо-восток. Депрессии с болотами заштрихованы, спорово-пыльцевые скважины показаны черными точками.

В современном растительном покрове преобладают сосняки лишайниковые и зеленомошные, занимающие вершины гряд, и сосновые сфагновые и еловые лишайниково-моховые леса, приуроченные к низким грядам, их склонам и долинам рек. Все депрессии заполнены торфяными отложениями или заняты озерами и реками. Болота представлены особым вариантом северокарельских *аапа*, характерной чертой которых является расплывчатость *аапа* комплексов, перемежающихся с регрессивными олиготрофными и дистрофными комплексами и сообществами.

Полигон *I* выбирался по следующим признакам: по расположению его на северо-западной окраине низменности, где господствуют *аапа* болота с максимальной известной для севера глубиной органогенных отложений (10.5 м). На полигоне изучена растительность лесов и детально исследованы все болота (их растительность, уклоны поверхности, гидрология, ботанический и химический состав торфа, стратиграфия и характер подстилающих отложений).

Болото Узкое, на котором отобрана скважина для палеогеографического исследования, почти на всем протяжении магистрального профиля характеризуется низинной залежью мощностью 8—10 м (средняя глубина торфа в северной Карелии, известная до последнего времени, 3 м, максимальная — 7 м). Болото занимает длинный лог шириной 300—350 м и длиной около 3 км. Вся центральная часть лога по его траверзу занята кочковато-топяными (мочажинными) и грядово-мочажинными *аапа* комплексами. Те и другие представлены сочетаниями олигомезотрофных сообществ на повышениях и мезоевтрофных и евтрофных — в понижениях. Чаще всего встречаются комплексы Sphagneta fusci-warnstorfii + + Herbeto-scorpidieta. *Sphagnum fuscum* иногда заменяется *S. magellanicum* или *S. papillosum*, а *S. warnstorfii* — *S. subfulvum*.

Спорово-пыльцевая диаграмма (рис. 3) дает представление о региональных и локальных сменах растительности от аллерёда и до современности. В стратиграфии разреза прослеживаются слои: торф — до 10.25 м, сапропелевидный торф — до 10.55, массивная глина — до 11.25, прослойки глин и мелких песков —

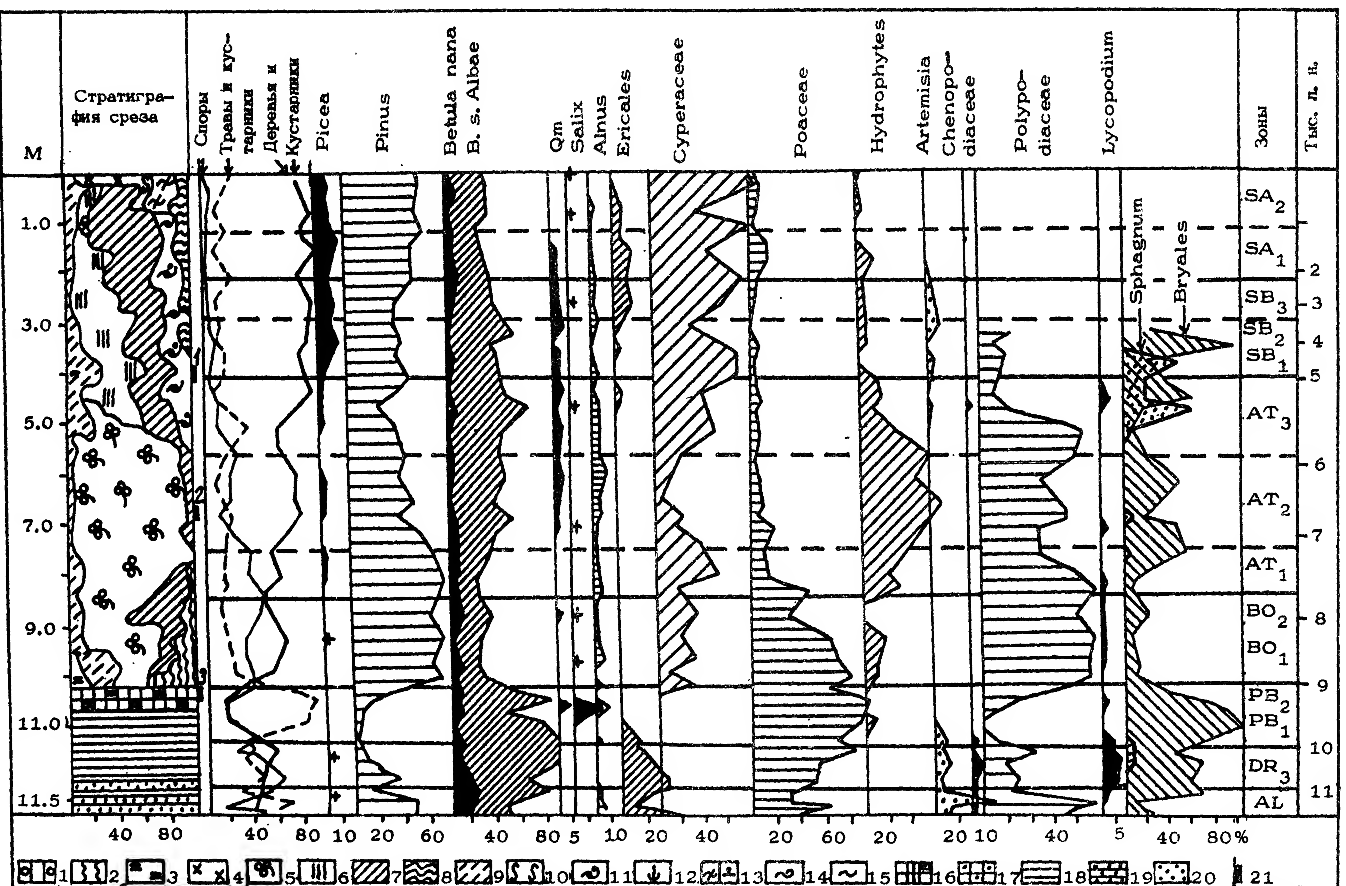


Рис. 3. Спорово-пыльцевая диаграмма болота Узкое (анализ выполнен Р. М. Лебедевой).

Растительные остатки в торфе (*1—15*): *1 — Betula pubescens*, *2 — Phragmites australis*, *3 — Scirpus lacustris* (*Typha* sp.), *4 — Equisetum fluviatile*, *5 — Menyanthes trifoliata*, *6 — Scheuchzeria palustris*, *7 — Carex lasiocarpa* (*C. rostrata*), *8 — Eriophorum vaginatum*, *9 — Bryales*, *10 — Sphagnum papillosum*, *11 — S. teres*, *12 — S. angustifolium*, *13 — S. fuscum* (*Sphagnum* sp. sp), *14 — S. majus*, *15 — S. balticum*. *16* — сапропель с растительными остатками, *17* — заиленный сапропель, *18* — глина, *19* — суглинок, *20* — песок, *21* — место отбора образцов на радиоуглеродный анализ, ^{14}C (справа от стратиграфической колонки: *1* — 5270 ± 80, *2* — 6770 ± 80, *3* — 8980 ± 120 л. н.). Периоды голоцена: *SA* — субатлантический, *SB* — суббореальный, *AT* — атлантический, *BO* — бореальный, *PB* — пребореальный, *DR*3 — молодой дриас, *AL* — аллерёд.

до 11.45, глина — до 11.5, глина с песком — до 11.65 м. Из трех радиоуглеродных дат две — 5270 ± 80 (ТА-1922) и 6770 ± 80 (ТА-1937) л. н. — хорошо согласуются с палинологическими комплексами; третья — 8980 ± 120 (ТА-1938) л. н. — противоречит им. Анализ этих данных приведен далее.

Смены зональной, климатически обусловленной растительности можно представить в виде следующей схемы.

Аллерёд (*AL*): ?—11 000 л. н. Характеризовался преобладанием редколесья из сосны и березы (*Pinus* sp., *Betula* sp.) с ерикоидными кустарничками (*Ericaceae*) и папоротниками (*Polypodiaceae*), в сочетании с перигляциальными сообществами преимущественно из видов рода *Artemisia* и сем. *Chenopodiaceae*.

Молодой дриас (DR_3): 11 000—10 150 л. н.[1] Распространены в основном тундроподобные сообщества из березы карликовой (*Betula nana*) и ерикоидных кустарничков, иногда с эфедрой (*Ephedra*) и зелеными мхами (*Bryales*); среди них — редкостойные островные леса из сосны и березы. По берегам водоемов — заросли тростника.

Пребореал (*PB*): 10 150—9260 л. н. В первой половине господствуют осветленные леса из березы пушистой (*Betula pubescens*), во второй — лесотундровое редколесье, среди которого встречались заросли из можжевельника и ивы (*Juniperus communis*, *Salix* sp.). Значительные площади в мелководьях озер заняты тростником.

Бореал (*BO*): 9260—7700 л. н. Доминируют редкостойные осветленные леса из сосны, крупнотравные, с преобладанием папоротников. Эти леса по облику близки к северотаежным. Мелководные водоемы активно зарастали прибрежно-водными растениями: *Scirpus lacustris*, *Phragmites australis*, *Menyanthes trifoliata*, *Calliergon* sp. Возникают первые очаги евтрофных травяных болот.

Атлантический период (*AT*): 7700—4930 л. н. Наибольшее значение в AT_1 и AT_2 имели среднетаежные сомкнутые сосновые леса, часто с березой пушистой, с покровом из папоротников. В мелководных водоемах и в остаточных внутриболотных озерах доминирует водная растительность из *Nymphaea* sp., *Potamogeton* sp., *Scirpus lacustris*, *Sparganium* sp.; на болотах — сообщества из осок и трав (*Carex rostrata, C. lasiocarpa, Menyanthes trifoliata*). В конце атлантического периода распространяются леса из сосны и березы с примесью вяза и лещины (*Ulmus* sp., *Corylus avellana*), близкие к южнотаежным. В благоприятных условиях встречается ель (*Picea* sp.). Примерно на контакте AT_2/AT_3 резко снизилась проточность на болоте, что повлекло за собой смену вахтовых сообществ на шейхцериевые (*Scheuchzeria palustris*). Этот же контакт знаменуется и началом заболачивания большинства среднеглубоких депрессий.

Суббореал (*SB*): 4930—2500 л. н. Преобладающее значение приобретают леса из сосны и ели, реже — из березы пушистой, с единичными деревьями вяза. В подлеске встречалась лещина. По своему облику леса в SB_1 были похожи на южнотаежные, а в SB_2 и SB_3 — на среднетаежные. Болотами были заняты уже все депрессии, преобладали евтрофно-мезотрофные типы.

Субатлантический период (*SA*): 2500 — настоящее время. В SA_1 доминируют леса из сосны и ели (среднетаежные), в SA_2 количество ели уменьшается, а леса становятся близкими к северотаежным.

Локальные смены, представленные болотной растительностью, вполне типичны для данного болота и большинства других болот этой части низменности. Первыми были сообщества формации Phragmiteta, которые просуществовали около 300 лет (от 9200 до 8900 л. н.). Далее последовательность смен была следующей: Phragmiteto-Hypneta (до 8500 л. н.)⟶Menyantheto-Hypneta (до 8300 л. н.)⟶Herbeto-Menyantheta (до 8100 л. н.)⟶Cariceto-Menyantheta (до 7500 л. н.)⟶Menyantheta (до 5600 л. н.)⟶Sphagneto-Cariceto-Scheuchzerieta (до 1500 л. н.)⟶Cariceta lasiocarpae—Sphagneta (до 300 л. н.)⟶Sphagneta

[1] Временные интервалы периодов голоцена даны для Карелии (Елина, 1981).

papillosi (до настоящего времени). Каждый из этих крупных таксонов объединял серию из 2—4 сообществ. Приповерхностный слой торфа, состоящий из остатков *Sphagnum papillosum*, сформировался на повышениях микрорельефа, возраст которого около 300 лет. В это же время в понижениях образовывался торф из осок (*Carex limosa, C. chordorrhiza*) и евтрофных мхов (*Scorpidium scorpioides, Drepanocladus badius*). Глубже 25—50 см торфяная залежь становится однородной.

По стратиграфии торфа в разрезе достаточно уверенно выделяются два маркерных горизонта.[2] Первый из них (глубина 10.25 м) совпадает с контактом сапропелевидного и настоящего торфа. Весь слой ниже этого контакта имеет высокую насыщенность K_2O, Na_2O и Fe_2O_3. Выше глубины 10.25 м количество калия и натрия резко падает. Этот маркерный горизонт совпадает с климатическим рубежом *PB/BO*, а в динамике уровенного режима заливов Белого моря отражает смену соленых вод на слабо осолоненные, практически пресные. Второй маркерный горизонт проходит по глубине 5 м, в месте границы вахтовых и шейхцериевых торфов.

На основании данных стратиграфии, характера спорово-пыльцевых спектров и известных публикаций (Квасов, 1975; Малясова, 1976; Невесский и др., 1977) можно сделать детальные реконструкции смен зональной растительности и некоторых элементов палеогеографической обстановки. В позднеледниковье и в начале голоцена (*PB*) приледниковый водоем проникал на территорию низменности, вероятно, до высоты не менее 80 м над ур. м. Возможно, массивные глины разреза болота Узкое генетически едины с отложениями Кандалакшского залива Белого моря, датированными аллерёдом и молодым дриасом (Малясова, 1976).

Над поверхностью приледникового водоема в аллерёде и молодом дриасе выступали лишь отдельные островки суши (вершины гряд, поднимающиеся в настоящее время выше 80 м), которые были заняты тундроподобными сообществами, сложенными кустарничками (*Betula nana, Ericaceae*) с покровом из бриевых мхов (*Bryales*), перемежающимися с несомкнутыми перигляциальными из полыней, лебеды, мари и солероса (*Artemisia* sp., *Atriplex praecox*, *A. nudicaulis, Salicornia herbacea, Chenopodium* sp.). Лишь на полуостровах, разделяющих заливы, и за пределами водоема могли встречаться редкостойные островные леса из сосны и березы или березовые редколесья. Охлаждающее влияние ледникового панциря Белого моря определяло особенности накопления пыльцы и спор: незначительное количество пыльцы древесных пород в аллерёде, бедный состав перигляциальных спектров в молодом дриасе, обилие пыльцы растений из сем. *Ericaceae* и массу спор папоротников.

В пребореале в глубоких котловинах (подобных изученной) продолжалось отложение глин, но большая часть суши уже была свободной от воды, причем спуск ее произошел в короткий срок (примерно за 200—300 лет). На диаграмме он обозначен минимальным количеством пыльцы древесных пород, среди которой абсолютно преобладает пионерная порода *Betula pubescens*. Ясно, что даже неприхотливая береза в столь неблагоприятных условиях цвела слабо и распространялась довольно медленно. Окончательный спуск приледникового осолоненного водоема произошел в конце пребореала. Нижние слои сапропелевидного торфа датированы временем 8990 ± 120 лет, но относятся, скорее, к концу пребореала. Омоложенность этих осадков можно объяснить глубоким проникновением корневищ тростника в рыхлый грунт озера, а также значительным его перемешиванием в мелководном водоеме. Факт повышенной осолоненности пребореальных водоемов однозначно подтверждается насыщенностью сапропелевидного торфа калием и натрием (K_2O, Na_2O). Их здесь в 3—5 раз больше, чем во всей остальной залежи торфа (K_2O — 13, Na_2O — 14 мг/100 $см^3$). Много

[2] Маркерные горизонты (или контактные уровни) более подробно рассмотрены ранее (Елина, Антипин, 1992).

здесь и железа (Fe_2O_3) — 350—425 мг/100 $см^3$ против 15—100 мг/100 $см^3$ в более верхних слоях торфа.

Как видно, сингенез и эндоэкогенез растительности в позднеледниковье и в начале голоцена на верхних отметках низменности носил сугубо индивидуальные черты, которые отражали существенные пульсации климата с характерными возвратами сильных похолоданий во второй половине пребореала и в середине бореала. Возможно, имели место резкие и частые колебания базиса эрозии, нарушавшие непрерывный ход накопления осадков и определившие сжатый, несколько «скомканный» характер спектров. Достаточно четкая корреляция развития болота Узкое (рис. 3) с динамикой уровенного режима моря видна и в атлантическом периоде. В интервале времени от 8100 до 5600 л. н. на болоте формировались торфы из вахты с минимальной примесью других растений. Вертикальный прирост их, равный 2 мм/год, свидетельствует об очень благоприятных условиях жизни этих сообществ. Расчеты показывают (Елина и др., 1984), что суммарная фитомасса составляла около 400 ц/га. Это соответствует максимальному значению величины надземной фитомассы в современных сообществах вахты (Максимова, 1982). Дальнейшие рассуждения таковы: в травяных спектрах этих слоев торфа отмечена значительная примесь пыльцы водных растений (*Nymphaea* sp., *Potamogeton* sp., *Sparganium* sp.), следовательно, среди густого ковра вахты встречались пространства с открытой водной поверхностью, где нашли себе приют указанные растения. По-видимому, преобладали сильно увлажненные сплавинообразные сообщества с очень хорошей проточностью.

Маркерный горизонт, датированный временем примерно 5700 л. н., отбивает границу между вахтовыми и шейхцериевыми торфами. Этот контакт соответствует регрессии моря в ее максимальной стадии, что и определило почти «мгновенную» смену гидрологического режима на болоте — от высокопроточного к застойному.

Олиготрофизация растительности болота началась около 1000 л. н. Она ознаменовалась распространением на евтрофных и мезотрофных болотах сфагновых мхов, менее требовательных к питанию: *Sphagnum fuscum, S. magellanicum, S. angustifolium, S. papillosum*. Этот процесс, отмеченный для всей территории Карелии, имеет широкорегиональный характер и является откликом на увеличение увлажнения и похолодание климата (Елина и др., 1984).

Полигон *II* (рис. 1, *В*; 2, *II*) расположен в непосредственной близости от моря (примерно в 10 км) и на высоте 7—12 м над ур. м. Материалы по нему отчасти опубликованы (Елина, Лак, 1989). Географическое положение полигона: 65°55′ с. ш. и 34°30′ в. д.; площадь — около 10 тыс. га.

Для этой части побережья Белого моря характерно широкое развитие плоских денудационно-тектонических форм рельефа, на который наложились более молодые осадки в основном ледникового и морского генезиса. Понижения среди гряд заняты чаще всего заболоченными моренными волнистыми равнинами. Морские отложения послеледникового возраста распространены узкой полосой вдоль всего побережья. На полигоне преобладают северотаежные сосновые редкостойные лишайниковые и зеленомошно-лишайниковые кустарничковые леса. Меньшее значение имеют редкостойные леса с сосной и березой, с мозаичным лишайниково-моховым покровом, кустарничковые.

Полигон занимает контактную зону распространения *аапа* и прибеломорских верховых типов болот, поэтому характеризуется взаимным проникновением фаций на площади одного массива или образованием систем. Торфяные залежи (максимальная глубина 3.5 м) почти всегда подстилаются 1—2-метровым слоем сапропеля. Диапазон изученных факторов тот же, что и на полигоне *I*. Наиболее подробно исследовано болото Солнечное, которое типизируется как топо-эдафический вариант *аапа* с широкой олиготрофной периферией. В его современном растительном покрове центр занят *аапа* комплексами, а периферия — олигодистрофными комплексами (Sphagneta fusci—Cladineta + S. baltici—Jungermanieta). В самой глубокой части болота заложена скважина, в которой

Рис. 4. Спорово-пыльцевая диаграмма болота Солнечное.

Условные обозначения те же, что и на рис. 3. Даты по ^{14}С: *1* — 1780 ± 60, *2* — 3730 ± 60 л. н.

выполнены анализы: спорово-пыльцевой, радиоуглеродный, диатомовый, ботанического состава торфа и степени его разложения (рис. 4).

При относительной молодости разреза информативность его исключительно велика. Возраст базального слоя отложений пребореальный, затем после перерыва в осадконакоплении следуют слои атлантических глин. Далее накопление осадков (глин, суглинков, песков, сапропеля и торфов) происходило непрерывно. Радиоуглеродные датировки хорошо согласуются с палинологическими: базальный слой сапропеля датирован временем 3730 ± 60 (ТА-1496), торфа — 1780 ± 60 (ТА-1495) л. н.

В климатически обусловленных (зональных) сменах растительности видны те же закономерности, что и в диаграмме разреза болота Узкое. Конечно, имеются некоторые различия, обусловленные характером четвертичных отложений и большей близостью к морю, но они не столь значительны, чтобы их подробно описывать.

Динамика локальной (болотной) растительности сложилась в следующую схему: Herbeta (от 1800 до 1700 л. н.)⟶Betuleto-Herbeta (до 1400 л. н.)⟶Betuleta (до 1200 л. н.)⟶Betuleto-Eriophoreto-Mixtosphagneta (до 900 л. н.)⟶Eriophoreto—Sphagneta angustifolii (до 650 л. н.)⟶Eriophoreto—S. angustifolii-fusci (до 150 л. н.)⟶Sphagneta fusci (до настоящего времени). Каждый таксон здесь также объединяет серии из 2—4 сообществ.

В стратиграфическом разрезе виден лишь один маркерный горизонт (на глубине 2.5 м) в месте резкого уменьшения в торфе остатков березы: это контакт древесного березового и пушицево-сфагнового торфа. Судя по резкости границы между ними, в гидрологическом режиме болота около 1500 л. н. произошла быстрая смена обильного застойного увлажнения на переменное, хорошо проточное, а в растительном покрове пушицево-сфагновое с редкой березой сообщество сменилось на березняк болотный. В спорово-пыльцевых спектрах этот контакт отражается в максимуме спор хвощей и резком подъеме количества пыльцы вахты и урути (*Myriophyllum* sp.).

Анализ всех имеющихся данных по разрезу болота Солнечное показал, что начало формирования болот на изучаемом полигоне приходится на первую половину субатлантического времени; их генезис, как правило, озерно-морской: сапропели откладывались в соленой морской воде. Возраст сапропелей — примерно 4000 лет. Уровенный режим моря неоднократно изменялся. В суббореале разветвленные морские лагуны периодически вдавались в глубь низменности до 15 км. В соленой морской воде неглубоких депрессий в течение 2000 лет (от 4000 до 2000 л. н.) накапливался сапропель. В субатлантическом периоде уровень моря менялся также несколько раз, но морские воды не проникали далее отметки 10 м над ур. м. Эти трансгрессии были, скорее всего, кратковременными. Все наши данные свидетельствуют о том, что изменения базиса эрозии, которые влекли за собой целую серию сукцессий на озерных и болотных экосистемах, происходили адекватно изменениям уровенного режима моря.

На основании фактических данных по современному и прошлому состоянию природной среды полигона *II* оказалось возможным выполнить прогноз развития некоторых элементов ландшафта. Наиболее удобный временной отрезок — 1000-летний интервал. Методические подходы таких прогнозов разработаны ранее для всей Карелии в усредненном виде (Елина и др., 1984), но они вполне применимы и для отдельно взятого ландшафта. Как и во всяком прогнозе природных процессов, здесь возможно несколько вариантов. Остановимся на двух из них, основанных в одном случае на естественном развитии климата, т. е. на его постепенном похолодании, в другом случае — на его антропогенном потеплении.

Первый вариант прогноза опирается на признание голоцена аналогом прошлых межледниковий, каждое из которых проходило 4 основных этапа: холодный и сухой, теплый и сухой, теплый и влажный, холодный и влажный (Хотинский, 1977). По всем показателям мы находимся в начале последнего этапа, который

имеет четкие тенденции к существенному уменьшению температуры и увеличению влажности. Но климатические показатели в ближайшие 5000 лет, вероятно, будут близки к современным. Второй вариант прогнозного построения, связанного с антропогенным потеплением климата, можно уверенно основывать на показателях климатического оптимума голоцена.

Первый вариант прогноза

Одно из самых важных слагаемых изученного ландшафта — болота, занимающие до 45% территории. Поэтому ими определяются как показатели гидрологического и почвенного режима, так и распределение типов лесов. При сохраняющихся климатических условиях интенсивность вертикального и горизонтального роста болот будет, вероятно, прежней. Рассчитав эти показатели по изученному полигону, мы получили такие их значения: вертикальный рост болот в среднем равен 1.5 мм/год, а горизонтальный — 20% территории за 1000 лет. Так было в течение последних 3000 лет. Сохранятся ли те же темпы в будущем? Вероятно, нет, поскольку с увеличением степени заболоченности изменится и гидрологический режим территории.

Если процессы деградации сфагнового покрова, развитые в настоящее время, будут какое-то время такими же, то прирост торфа в ближайшем будущем уменьшится от 1.5 до 1 мм/год. Но даже при таких темпах вертикального прироста торфа заболоченность через 3000 лет достигнет 70% территории (в настоящее время 45%). Это вызовет подъем уровня грунтовых вод на суходолах, следствием чего будет увеличение обводненности болот, и в то же время увеличение притока с поверхностными водами элементов минерального питания. В результате на олигодистрофных лишайниково-печеночно-сфагновых болотах произойдет распространение олиготрофных сфагновых мхов, что вновь приведет к усилению горизонтального и вертикального роста болот. Мезоевтрофные травяно-моховые болота, вероятно, сменятся мезотрофными травяно-сфагновыми, а *аапа* болота — мезотрофными сфагновыми грядово-мочажинными. Эти смены приведут к новому интенсивному росту болот.

В лесах, на долю которых останется всего 25—30% территории, также произойдет перераспределение типов: увеличится роль заболоченных сосняков сфагновых; сосняки лишайниковые и лишайниково-зеленомошные сохранятся лишь на вершинах гряд, а ельники болотно-травяные — только в узкой полосе вдоль рек с выраженным течением.

Второй вариант прогноза

При существенном антропогенном потеплении климата температуры повысятся в среднем на 2—3 °С, а осадки — на 50—100 мм/год (Будыко, 1980), т. е. станут близкими к таковым в атлантическом периоде (Климанов, Елина, 1980). Это приведет к сдвигу границ географических зон к северу, в результате чего на территории полигона (как и на всей северной половине низменности) установится природно-климатический режим средней тайги, близкий к режиму самой южной ее части.

Используя метод аналогии при сравнении условий современности с климатическим оптимумом этой территории в голоцене, можно сделать ряд предположений. Так, увеличение интенсивности и скорости обмена веществом и энергией приведет к ускоренному высвобождению зольных элементов и вовлечению их в биологический круговорот. Поэтому степень разложения торфа на болотах станет более высокой; увеличится поверхностный сток грунтовых вод, улучшится аэрация. Все это приведет к распространению ельников на суходолах. На дистрофных болотах прекратится деградация сфагновых мхов, их жизненность и роль увеличатся и, как следствие, возрастут прирост фитомассы и абсолютное количество вещества, переходящего в торф. Но величина вертикального прироста торфа не увеличится, а уменьшится в основном из-за более

длительного вегетационного периода. В результате прирост торфа уменьшится от 1.5 до 0.8—0.9 мм/год. Горизонтальный рост болот будет менее интенсивным, чем в настоящее время, вероятно, в 3—4 раза. Такие допуски делаются, исходя из аналогии с территориями южной полосы средней тайги. Со временем, примерно через 4000 лет, процессы заболачивания почти прекратятся, при этом болота достигнут 60% всей территории.

Палеогеография Карельского берега Прибеломорской низменности

Для исследованной территории мы получили палеогеографические характеристики на отрезок времени от 11 000 л. н. и до современности. Значительную помощь при реконструкции природной обстановки оказали выявленные в торфах маркерные горизонты, индицирующие хорошо обозначенные сдвиги каких-то параметров среды.

Наши данные показывают, что в аллерёде и молодом дриасе озерно-ледниковый осолоненный водоем покрывал эту территорию до высоты 80 м над ур. м. (а возможно, и выше). В первой половине пребореала уровень водоема начал постепенно и медленно снижаться; так продолжалось до 9500 л. н. Затем за очень короткий срок (примерно за 200 лет) произошел быстрый спуск водоема. В целом это соответствует представлениям М. А. Лавровой (1968) о глубокой регрессии Белого моря в пребореале. И все же уровень моря был выше современного (на 35 м; по: Авилов, 1956). О присутствии морских соленых вод на низких уровнях низменности свидетельствует морской генезис сапропелей на болоте Солнечное. На высоких уровнях низменности морские или осолоненные воды сохранялись в глубоких депрессиях весь пребореал. Возможно, они соединялись с морем по широтным геологическим разломам. Нижний маркерный горизонт на болоте Узкое свидетельствует о завершении регрессии осолоненного приледникового водоема на контакте *PB*/*BO*. На этом же рубеже происходит и формирование первых очагов болот, что является следствием снижения базиса эрозии. Для развития растительного покрова рубеж *PB*/*BO* также очень значим: с начала бореала распространяются леса, вначале редкостойные северотаежного облика, затем сомкнутые.

В течение атлантического периода болота верхних уровней низменности представляли собой настоящие водные артерии, подобные хорошо проточным рекам. Такой феномен мог существовать только при нестабильном базисе эрозии с резко выраженной тенденцией к его понижению. Значит, море в атлантическом времени находилось в стадии регрессии, а максимум ее пришелся на 5700 л. н. Это предположение не расходится с имеющимися литературными данными (Авилов, 1956; Лавров, 1968) и с фактом массового заболачивания и заторфовывания среднеглубоких депрессий на верхних уровнях низменности на контакте AT_2/AT_3.

С конца атлантического и начала суббореального времени развитие природы на верхних и нижних уровнях низменности дифференцируется. На развитие растительности лесов и болот верхних уровней динамика моря уже не влияет, и сукцессии на болотах проходят по законам эндогенеза.

О динамике уровенного режима моря начиная с суббореала конкретных литературных данных мало. Наши материалы показывают, что суббореальная регрессия моря началась 4000 л. н. и за 1000 лет абсолютная высота уровня моря снизилась с 15 до 5 м. Но морские воды еще стояли в заливах (лагунах), которые внедрялись в материк на 10—15 км (по сравнению с современной береговой линией).

В начале субатлантического периода (с 2000 до 1800 л. н.) уровень моря вновь повысился на короткое время и был выше современного примерно на 10 м. Об этом свидетельствуют не только данные разреза болота Солнечное, где

откладывался настоящий сапропель, но и результаты химического исследования болота Узкое (подъем содержания калия и натрия). Около 1800 л. н. море отступило в свои современные границы, и на низких отметках низменности повсеместно сформировались болота. После небольшого подъема уровня моря вновь произошел его спад, уже окончательный. Этот рубеж зафиксирован в маркерном горизонте болота Солнечное, возраст которого 1500 л. н. Только после 1000 л. н. деятельность моря перестала непосредственно влиять на развитие болот.

Таким образом, комплексное геоботаническое и палеогеографическое изучение Карельского берега Прибеломорской низменности показало существенную специфичность динамики и состава растительности как на зональном, так и на локальном уровнях. В числе наиболее значительных факторов, определивших эту специфику, следует назвать охлаждающее влияние моря и трансрегрессивную его деятельность, приводившую к колебаниям базиса эрозии. В самом полном для данной территории (и даже для всего севера Карелии) разрезе отражено развитие растительности за 11 000 лет. Так, потепление в аллерёде здесь было менее заметным, чем во внутренней части северной Карелии, что и сказалось на растительности и облике лесов, сравнительно более редкостойных, близких к лесотундровым. Флористический состав наземного яруса был обеднен и представлен в основном ерикоидными кустарничками, карликовой березой и папоротниками. Похолодание в молодом дриасе проявилось в приморской части резче, чем в районах, удаленных от моря. В течение бореального и начала атлантического времени сомкнутые леса чередовались с редкостойными, тогда как во внутренней Карелии господствовали только сомкнутые леса. Распространение ели произошло примерно в одно время на всем севере Карелии, но роль еловых лесов на Прибеломорской низменности была неизмеримо меньшей.

В составе интразональной растительности также проявились специфические черты. Водная, прибрежно-водная растительность и приморские луга имели обедненный флористический состав. Возникновение и распространение болот тесно связаны с постепенным колебательным отступлением моря: на западной границе низменности это произошло 9000 л. н. в отдельных глубоких депрессиях, а массово — около 6000 л. н.; на восточной границе, вблизи современной береговой линии, — примерно 2000 л. н.

При толковании фактов влияния базиса эрозии на развитие растительности существенную помощь оказал метод «маркерных горизонтов» торфяной залежи. Наличие таких горизонтов, а тем более четкая их выраженность свидетельствуют о резких изменениях гидрологического режима на суходолах, а затем на болотах. Эти факты, сопряженные с общей направленностью динамики природной среды, повышали достоверность выполненных реконструкций и позволяли скоррелировать их с отдельными трансгрессиями и регрессиями моря. На основании этих данных, а также более ранних разработок впервые выполнены конкретные прогнозные построения развития лесов и болот на 5000-летний интервал.

Результаты исследований позволили уточнить некоторые элементы палеогеографической обстановки указанной территории, такие как проникновение соленых морских вод в пребореале примерно на 50 км в глубь территории по широтным разломам, а также получить новые данные по трансрегрессивной деятельности моря за последние 4000 лет.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Авилов И. К. Мощность современных осадков и послеледниковая история Белого моря // Тр. Океанологического ин-та. 1956. Вып. 31 (43). С. 5—58. — *Бискэ Г. С.* Четвертичные отложения и геоморфология Карелии. Петрозаводск: Госиздат Карельской АССР, 1959, 305 с. — *Бискэ Г. С., Горюнова Н. Н., Лак Г. Ц.* К характеристике голоценовых отложений Карелии // Вопросы голоцена. Вильнюс, 1961. С. 267—283. — *Будыко М. И.*

Климат в прошлом и будущем. Л.: Наука, 1980. 350 с. — *Девятова Э. И.* Геология и палинология голоцена и хронология памятников первобытной эпохи в юго-западном Прибеломорье. Л.: Наука, 1976. 121 с. — *Елина Г. А.* Принципы и методы реконструкции и картирования растительности голоцена. Л.: Наука, 1981. 195 с. — *Елина Г. А., Антипин В. К.* Эндо- и экзогенные сукцессии растительности болот бассейна Онежского озера в голоцене // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 3. С. 16—30. — *Елина Г. А., Кузнецов О. Л., Максимов А. И.* Структурно-функциональная организация и динамика болотных экосистем Карелии. Л.: Наука, 1984. 128 с. — *Елина Г. А., Лак Г. Ц.* Торфяные болота — индикаторы динамики природно-климатических процессов голоцена // Палеоклиматы позднеледниковья и голоцена. М.: Наука, 1989. С. 52—57. — *Казакова О. Н.* Ландшафты и урочища Карельской АССР // Уч. зап. Латвийского ун-та. 1961. Т. 37. Вып. 4. С. 399—405. — *Кац Н. Я.* Типы болот СССР и Западной Европы и их географическое распространение. М.: Изд-во АН СССР, 1948. 320 с. — *Квасов Д. Д.* Позднечетвертичная история крупных озер и внутренних морей Восточной Европы. Л.: Наука, 1975. 278 с. — *Климанова В. А., Елина Г. А.* Палеоклимат Северо-Запада европейской части СССР // ДАН СССР. 1980. Т. 252. Вып. 2. С. 419—423. — *Лаврова М. А.* Позднеледниковая и послеледниковая история Белого моря // Неогеновые и четвертичные отложения Западной Сибири. М.: Наука, 1968. С. 140—163. — *Лаврова М. А., Ладышкина Т. Е.* К вопросу о позднеледниковом Беломорско-Балтийском соединении // Балтика. Вильнюс, 1965. Т. 2. С. 71—95. — *Малясова Е. С.* Палинология донных осадков Белого моря. Л.: Наука, 1976. 119 с. — *Максимова Т. А.* Урожайность вахты трехлистной на болотах Карелии // Комплексные исследования растительности болот Карелии. Петрозаводск: Изд-во КФ АН СССР, 1982. С. 119—134. — *Невесский Е. Н., Медведев В. С., Калиненко В. В.* Белое море. Седиментогенез и история развития в голоцене. М.: Наука, 1977. 235 с. — *Хотинский Н. А.* Голоцен северной Евразии. М.: Наука, 1977. 199 с. — *Цинзерлинг Ю. Д.* География растительного покрова Северо-Запада европейской части СССР // Тр. Геоморфологического ин-та АН СССР. Вып. 4. Л., 1932. 376 с. — *Юрковская Т. К.* Схема болотного районирования северной Карелии // Очерки по растительному покрову Карельской АССР. Петрозаводск: Изд-во КФ АН СССР, 1971. С. 177—193. — *Яковлев Ф. С., Воронова В. С.* Типы лесов Карелии и их природное районирование. Петрозаводск: Госиздат Карельской АССР, 1959. 190 с.

Институт биологии Карельского НЦ РАН
Петрозаводск

Получено 1 XI 1991

SUMMARY

The Holocene palaeogeography of the Pribelomorskaya lowland within the borders of Karelia has been studied unevenly. The data concerning its Karelian coast is especially scant. The investigation has been carried out with the help of a complex of approved and original methods, so they made the level of reliability of reconstructions more improved. As a result the unique material on dynamics of vegetation and natural environment during the late-glacial and Holocene periods through 11-thousand year interval has been obtained. The zonal vegetation had been constantly effected by the large cold water body and had a peculiar character. The activity of the sea also influenced the mire development and the intensity of paludification. They were determined by fluctuations of erozion basis, which, in its turn, depended upon the sea level regime dynamics.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.259 (282.251.1)

Ю. В. Науменко

ВИДОВОЙ СОСТАВ ЖЕЛТОЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ (*XANTHOPHYTA*) РЕКИ ОБИ

Yu. V. NAUMENKO. SPECIES COMPOSITION OF YELLOW-GREEN ALGAE (*XANTHOPHYTA*) OF THE OB RIVER

Приводится 17 видов желтозеленых водорослей, найденных в р. Оби. Ряд видов указывается впервые для Оби и Западной Сибири. Для каждого вида указано его распространение в водоемах Западной Сибири и всей России.

До настоящего исследования в р. Оби было известно 11 видов желтозеленых водорослей.

Первые сведения о нахождении в р. Оби желтозеленых водорослей принадлежат А. И. Якубовой (1961), нашедшей *Ophiocytium capitatum* Wolle в грунте верхнего течения реки (протока Талая).

М. С. Куксн (Куксн и др., 1972), исследуя фитопланктон Новосибирского водохранилища, обнаружила 4 вида *Goniochloris sculpta* Geitl., *G. mutica* (A. Br.) Fott, *G. smithii* (Bourr.) Fott, *Centritractus belonophorus* Lemm. Для среднего течения Оби в районе г. Сургута А. А. Донскова, Л. И. Сальникова (1987) указывали *Tribonema minus* Hazen, *T. affine* G. S. West, *T. vulgare* Pasch., *T. vitide* Pasch. В пробах планктона из Обской губы (сборы 1934—1935 гг.) И. А. Киселевым (1970) найден вид *Tribonema depauperata* (Wille) Bolloch. Проведенные А. В. Солоневской (1972) исследования в южной части Обской губы показали наличие одного вида *Centritractus belonophorus* Lemm. Позднее в статье Л. А. Семеновой, В. А. Алексюк (1989) упоминается *Centritractus africanus* Fritsch et Rich.

Целью статьи является дополнение данных по видовому составу желтозеленых водорослей Оби.

Материал был собран автором в 1979—1989 гг. на участке средней и нижней Оби. Пробы фитопланктона отбирались из поверхностного слоя воды в основном русле реки.

Исследуемый район расположен между устьями рек Томь и Полуй, относится к среднему и нижнему течению Оби и находится в основном в таежной зоне Западной Сибири. Для него характерны: ширина реки от 0.8 до 7.0 км; песчано-глинистые, легко размывающиеся берега; большое количество растворенных и коллоидных органических веществ в воде, которые поступают с заболоченных территорий (Западная Сибирь, 1963). В период исследования прозрачность изменялась от 20 до 70 см. Величина pH в среднем течении реки составляла 6.97—7.40, а в нижнем — 6.60—7.00.

В планктоне Оби нами обнаружено 9 видов желтозеленых водорослей: *Pseudopolyedriopsis skujae* Hollerb., *Goniochloris irregularis* Pasch., *G. pulchra* Pasch., *G. fallax* Fott, *G. smithii* (Bourr.) Fott, *Centritractus belonophorus* Lemm., *Ophiocytium parvulum* A. Br., *O. capitatum* Wolle, *O. gracillimum* Borzi emend. Pasch.

2 вида — *Goniochloris irregularis* и *G. pulchra* — указываются впервые для Западной Сибири. *G. irregularis* обнаружен единично в планктоне нижней Оби, в районе г. Салехарда, при температуре 16.8—18.2 °С, прозрачности 55 см, pH воды 7.02 (август, 1986 г., август, 1989 г.). *G. pulchra* обнаружен единично в планктоне в средней Оби, в районе г. Александровское (сентябрь, 1980 г.).

4 вида указываются впервые для Оби.

Pseudopolyedriopsis skujae отмечен в среднем течении Оби в начале августа 1989 г. при температуре 20.1 °С, pH воды 7.17. В Западной Сибири этот вид находили в соровой системе нижнего течения Оби и Иртыша (Куксн, 1970) и прудах Омской обл. (Ермолаева, 1970).

Goniochloris fallax найден в нижней и средней Оби в начале августа 1986, 1987 и 1989 г. при температуре воды 16.8—20.0 °С, прозрачности 35—55 см, pH воды 6.97—7.02. В Западной Сибири отмечался в выростных прудах Ояшинско-

Видовой состав желтозеленых водорослей р. Оби

Вид	Верхняя Обь	Водохранилище	Средняя Обь	Нижняя Обь	Обская губа
Pseudopolyedriopsis skujae Hollerb.	—	—	+	—	—
Goniochloris sculpta Geitl.	+	+	—	—	—
G. irregularis Pasch.	—	—	—	+	—
G. pulchra Pasch.	—	—	+	—	—
G. mutica (A. Br.) Fott	—	+	—	—	—
G. fallax Fott	—	—	+	—	—
G. smithii (Bourr.) Fott	—	+	—	+	—
Centritractus belonophorus Lemm.	—	+	+	+	—
C. africanus Fritsch et Rich	—	—	—	—	+
Ophiocytium parvulum A. Br.	—	—	—	+	—
O. capitatum Wolle	+	—	+	+	—
O. gracillimum Borzi emend. Pasch.	—	—	—	+	—
Tribonema minus Hazen	—	—	+	—	—
T. affine G. S. West	—	—	+	—	—
T. vulgare Pasch.	—	—	+	—	—
T. viride Pasch.	—	—	+	—	—
T. depauperata (Wille) Bolloch.	—	—	—	+	+

го рыбопитомника Новосибирской обл. (Андросова, 1970), в оз. Малые Чаны (Сафонова, Ермолаев, 1983), в нижнем течении рек Иртыш (Науменко, 1986) и Конда (Науменко, 1988а).

Ophiocytium parvulum выявлен в июле 1985—1986 гг. в нижней Оби при температуре воды 18.6 °С, прозрачности 45 см, pH воды 7.02. В пределах Западной Сибири отмечался на заболоченном берегу озера в Новосибирской обл. (Сафонова, 1980), в болоте черневой тайги (Сафонова, 1981) и в устьевом участке р. Тобол (Науменко, 1988б).

Ophiocytium gracillimum зарегистрирован в нижней Оби в конце июня 1981 г. при температуре воды 20.2 °С, прозрачности 50 см. На территории Западной Сибири вид находили в озерах нижнего течения р. Карасук (Ермолаев, 1967, 1982).

В настоящее время, согласно литературным данным и нашим исследованиям, в Оби выявлено 17 видов желтозеленых водорослей (см. таблицу), относящихся к 2 классам. Класс *Xanthococcophyceae* представлен 12 видами, среди которых преобладают виды рода *Goniochloris* Geitl. Чаще других в реке встречался вид *Centritractus belonophorus* Lemm. Класс *Xanthotrichophyceae* представлен 5 видами рода *Tribonema* Derb. et Sol.

Найденные водоросли — планктонные, преимущественно одноклеточные и колониальные организмы. Многоклеточные формы представлены видами рода *Tribonema* Derb. et Sol.

Встречаются желтозеленые, как правило, с июня по август, в отдельные годы они отмечались в сентябре. Численность их всегда была незначительной.

Следует отметить, что видовой состав желтозеленых водорослей Оби изучен не полно, о чем свидетельствует сравнение с другими реками: для Днепра известно 44 вида (Приймаченко, 1981), для Волги и ее водохранилищ — 30 (Кузьмин, Елизарова, 1967; Волга..., 1978), для Лены — 25 (Васильева, 1987). Недостаточно изучены и другие реки Западной Сибири. Так, в Иртыше отмечено 3 вида (Науменко, 1985), в устьевых участках рек: Тобол — 7 (Науменко, 1988б), Демьянка — 4 (Порхачева, 1986; Науменко, 1988в), Конда — 1 (Науменко, 1988а).

Учитывая то, что Обь несет свои воды по заболоченной территории, можно ожидать большего разнообразия желтозеленых водорослей, особенно в среднем течении реки, так как здесь в нее впадает большое количество притоков; она сильно меандрирует, имея значительное число проток, стариц, соров, которые могут являться «поставщиками» водорослей данного отдела.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андросова Е. Я. Наблюдения за развитием фитопланктона на Ояшинских рыбоводных прудах Новосибирской области // Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1970. Ч. 1 (3). С. 87—93. — *Васильева И. И.* Эвгленовые и желтозеленые водоросли Якутии. Л.: Наука, 1987. 365 с. — *Волга* и ее жизнь. Л.: Наука, 1978. 350 с. — *Донскова А. А., Сальникова Л. И.* Биоиндикация загрязнения реки Оби в районе г. Сургута. Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1987. № 1084-В87. 14 с. — *Ермолаева Л. М.* Фитопланктон прудов северных районов Омской области // Науч. тр. Омск. мед. ин-та. 1970. № 101. С. 63—71. — *Ермолаев В. И.* Фитопланктон озер системы реки Карасук (Северная часть Кулундинской степи) и его продуктивность: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1967. 24 с. — *Ермолаев В. И.* Водоросли озер нижнего течения реки Карасук // Опыт комплексного изучения и использования Карасукских озер. Новосибирск: Наука, 1982. С. 69—79. — *Западная* Сибирь. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 488 с. — *Киселев И. А.* О флоре водорослей Обской губы с приложением некоторых данных о водорослях Нижней Оби и Иртыша // Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1970. Ч. 1 (3). С. 41—54. — *Кузьмин Г. В., Елизарова В. А.* Фитопланктон Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища в 1963—1965 гг. // Тр. Ин-та биол. внутр. вод. 1967. Вып. 15. С. 104—133. — *Куксн М. С.* Фитопланктон соровой системы Оби и низовья Иртыша // Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1970. Ч. 1 (3). С. 3—20. — *Куксн М. С., Левадная Г. Д., Попова Т. Г., Сафонова Т. А.* Водоросли Оби и ее поймы // Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1972. Ч. 2 (4). С. 3—44. — *Науменко Ю. В.* Фитопланктон Оби, нижнего Иртыша и его изменения под воздействием антропогенных факторов: Дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск: ЦСБС СО АН СССР, 1985. 227 с. — *Науменко Ю. В.* О составе фитопланктона Нижнего Иртыша // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1986. № 6. Вып. 1. С. 45—50. — *Науменко Ю. В.* Фитопланктон реки Конды // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1988а. № 14. Вып. 2. С. 66—71. — *Науменко Ю. В.* Видовой состав фитопланктона нижнего течения реки Тобол // Бот. журн. 1988б. Т. 73. № 8. С. 1103—1105. — *Науменко Ю. В.* Характеристика состава фитопланктона реки Демьянки // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1988в. № 20. Вып. 3. С. 48—52. — *Порхачева Н. А.* Фитобентос Нижнего Иртыша // Новое о флоре Сибири. Новосибирск: Наука, 1986. С. 14—23. — *Приймаченко А. Д.* Фитопланктон и первичная продукция Днепра и днепровских водохранилищ. Киев: Наукова думка, 1981. 278 с. — *Сафонова Т. А.* Водоросли болот Барабо-Кулундинской озерной области // Водоросли, грибы и лишайники юга Сибири. М.: Наука, 1980. С. 94—113. — *Сафонова Т. А.* К флоре водорослей водоемов бассейна верхнего течения р. Кия // Новые данные о фитогеографии Сибири. Новосибирск: Наука, 1981. С. 4—16. — *Сафонова Т. А., Ермолаев В. И.* Водоросли водоемов системы озера Чаны. Новосибирск: Наука, 1983. 152 с. — *Семенова Л. А., Алексюк В. А.* Изученность альгофлоры обского Севера // Гидробиологическая характеристика водоемов Урала. Свердловск: Изд-во УрО АН СССР, 1989. С. 23—38. — *Солоневская А. В.* Продуктивность фитопланктона южной части Обской губы и низовья Оби // Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1972. Ч. 2. С. 51—70. — *Якубова А. И.* Основные черты водорослевой растительности реки Оби в ее верхнем течении // Материалы по изучению природы Новосибирского водохранилища. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1961. С. 65—79.

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
Новосибирск

Получено 15 III 1991

.26 (262.5) : 574 : 581.6 © Бот. журн., 1992 г., т. 77, № 5

Л. И. Рябушко, С. Е. Завалко

МИКРОФИТООБРАСТАНИЯ ИСКУССТВЕННЫХ И ПРИРОДНЫХ СУБСТРАТОВ В ЧЕРНОМ МОРЕ

L. I. RYABUSHKO, S. E. ZAVALKO. MICROPHYTOCOVERING OF ARTIFICIAL AND NATURAL SUBSTRATES IN THE BLACK SEA

С использованием искусственных субстратов проведено экспериментальное исследование качественной и количественной структуры микроперифитонного сообщества в бухтах Мартынова и Карантинной Черного моря; установлена ее зависимость от времени года, условий местообитания и морфологии субстрата.

Внесенные в море предметы активно заселяются различными фитообрастателями, среди которых важное место занимают пеннатные диатомовые водоросли. Вместе с бактериями они образуют на искусственных и природных субстратах первичную слизистую пленку, служащую для поселения других гидробионтов (Кучерова, Горбенко, 1963; Горбенко, 1977; Chalain, Cook, 1979; и др.). Количественные и качественные характеристики микрофитообрастаний в значительной степени зависят от сезонной динамики гидролого-гидрохимических факторов среды, уровня трофности водоема, выедания консументами и т. д. (Castenholz, 1961; Hudon, Bourget, 1981, 1983; Underwood, 1984; Рябушко, 1986; Keithan et al., 1988 и др.). Существенное значение может иметь и морфология самого субстрата, влияющая на расселение гидробионтов. Некоторые авторы отмечают, что у диатомовых водорослей нет строгой специфической приуроченности к определенному типу субстрата (Короткевич, 1960; Прошкина-Лавренко, 1963; Караева, 1972; Бондарчук, 1974; и др.). Однако эти же авторы указывают, что макрофиты родов *Cladophora, Polysiphonia, Ceramium* и др. обрастают диатомовыми водорослями обильнее, чем фукусовые и ламинариевые водоросли. Вероятно, водоросли-базифиты с осевым типом таллома имеют более подходящую для поселения эпифитов поверхность по сравнению с плоским талломом (Ballantine, 1979).

Целью данной работы явилось изучение видового и размерного составов, а также количественного распределения микрофитообрастаний на искусственных и природных субстратах с различной морфологией в бухтах Черного моря в весенне-летний период.

Материал и методика

Исследование проводили на четырех станциях в бухтах Мартыновой и Карантинной близ Севастополя на глубинах 0.5—2.0 м с марта по июнь 1988 г. Для сопоставления морфологических параметров субстратов использовали величину их удельной поверхности (S'/V') — отношение площади поверхности субстрата (S', мм^2) к его объему (V', мм^3).

Искусственные субстраты имитировали осевые и плоские талломы макрофитов. Среди водорослей, обладающих осевым строением талломов, были выбраны макрофиты родов *Cystoseira, Ceramium, Cladophora, Ectocarpus*, для которых известны следующие диапазоны значений удельной поверхности слоевища (S'/V'): 5.8—9.4, 21.6—44.6, 47.8—85.6 и 172.9 мм2/мм^3 соответственно (Миничева, 1989). Для имитации указанных макрофитов использовали пучки из лески 20 мм дл. Лески были от 0.02 до 1 мм в диам. Леску подбирали такого диаметра, чтобы значения S'/V' изготавливаемых структур были близкими к значениям удельной поверхности имитируемых макрофитов. В зависимости от диаметра лески количественные показатели ее S'/V' составляли от 3.2 до 166.7 мм^2/мм^3 (табл. 1). В соответствии со значениями удельной поверхности субстрат обозначали родовым

ТАБЛИЦА 1

Доминирующие виды и количественное распределение диатомовых водорослей на искусственных субстратах в бухте Мартыновой Черного моря (1988 г.)

Время экспозиции субстрата	Место отбора проб (сторона бассейна)	Тип субстрата	Удельная поверхность субстрата S'/V', $мм^2/мм^3$	Плотность диатомей $N \cdot 10^{-1}$ $кл/см^2$	Сырая биомасса диатомей B, $мг/см^2$	Число таксонов	Доминирующие виды	Плотность клеток доминирующих видов $N \cdot 10^4$ $кл/см^2$	Удельная поверхность доминирующих видов S_i/V_i, $мм^2/мм^3$	Удельная поверхность сообщества диатомей S/V, $мм^2/мм^3$
18—28 марта	Внешняя	«Cladophora»	41.0	84.7	8.7	6	*Licmophora ehrenbergii*	62.9	448.4	444
23—28 марта	»	»	41.0	203.0	9.2	6	То же	149.6	448.4	458
18 марта—4 апреля	Внутренняя	»	41.0	174.5	11.5	5	» »	110.9	448.4	455
То же	»	«Enteromorpha»	82.4	16.8	1.2	3	» »	12.9	448.4	473
23 марта—4 апреля	Внешняя	»	82.0	19.1	1.4	3	» »	17.3	448.4	454
То же	»	«Cladophora»	41.0	542.0	41.1	4	» »	495.0	448.4	455
26 мая—7 июня	»	«Ectocarpus»	166.0	0.78	0.016	4	*Nitzschia tenuirostris*	0.48	1334.0	677
То же	Внутренняя	»	166.7	2.52	0.099	3	То же	1.37	1334.0	484
» »	»	»	166.0	3.66	0.072	8	» »	2.1	1334.0	658
26 мая—7 июня	»	«Ectocarpus»	166.7	0.099	0.015	3	» »	0.57	1334.0	911
То же	»	«Ceramium»	27.8	3.42	0.036	2	» »	1.2	1334.0	846
» »	»	»	27.8	0.12	0.003	3	» »	—	1334.0	872
» »	Внешняя	«Cystoseira»	3.24	0.31	—	2	» »	—	1334.0	—
» »	Внутренняя	»	3.24	3.89	0.138	3	» »	3.11	1334.0	854

ТАБЛИЦА 2

Доминирующие виды и количественное распределение диатомовых водорослей на природных субстратах в бухтах Мартыновой и Карантинной Черного моря (1988 г.)

Время отбора проб	Место отбора проб (бухта)	Тип субстрата	Удельная поверхность субстрата S'/V', мм^2/мм^3	Общая плотность клеток диатомей $N \cdot 10^4$ кл/см^2	Общее число таксонов	Доминирующие виды
9 марта	Мартынова	*Enteromorpha intestinalis*	30	0.2	4	*Licmophora ehrenbergii*
1 апреля	»	*Ulva rigida*	33	1.1	7	То же
5 апреля	Карантинная	Камни	—	25.3	7	*Nitzschia tenuirostris*
»	»	»	—	26.6	5	То же
26 мая	»	»	—	3.38	5	*Cylindrotheca closterium*
9 июня	»	»	—	3.30	3	То же

названием имитируемого макрофита, взятым в кавычки. Было изготовлено 4 серии искусственных осевых субстратов (пучков) — «Cystoseira», «Ceramium», «Cladophora» и «Ectocarpus», имеющих значения S'/V', равные 3.4, 27.8, 41.0 и 166.7 мм^2/мм^3 соответственно.

Кроме субстратов осевой структуры, были изготовлены пластинчатые субстраты, имитирующие слоевища зеленой водоросли *Enteromorpha intestinalis*, значения S'/V' которой находятся в диапазоне 36.0—39.0 мм^2/мм^3 (Миничева, 1989). Пластинчатые субстраты представляли собой пластиковую ленту 35—40 мм дл., 10 мм шир., 0.024 мм толщ. с удельной поверхностью, равной 81 мм^2/мм^3.

Искусственные субстраты экспонировали в бухте Мартыновой от 1 до 2 недель на глубине 2 м в двух акваториях, отделенных друг от друга молом. Внешнюю часть акватории бухты, открытую к морю, в дальнейшем будем называть внешней стороной бассейна в отличие от внутренней. В марте—апреле экспонировали 2 типа моделей, удельная поверхность и форма которых были близки к удельной поверхности и форме макрофитов родов *Cladophora* и *Enteromorpha* (табл. 1). В мае—июне экспонировали 3 типа моделей с удельной поверхностью и формой таллома, близким к таковым макрофитов из родов *Ectocarpus, Ceramium, Cystoseira* (табл. 1).

ТАБЛИЦА 3

Гидрохимические показатели вод Черного моря в районе г. Севастополя

Месяц	Температура воды, t, °С	Соленость воды, ‰	Фосфаты, мкг/л	Нитраты, мкг/л	Нитриты, мкг/л	pH
Март	8—9	18.20	11.5	330	5.0	8.12
Апрель	9—12	18.00	10.0	180	4.7	7.44
Май	17.5	16.98	45.0	70	3.0	7.73
Июнь	20.0	17.00	5.0	38	8.0	7.82

Для сравнения результатов исследования фитообрастаний искусственных и природных субстратов изучали состав и распределение микрофитов бентоса бухт Мартыновой и Карантинной (на макрофитах и камнях) (табл. 2). Исследовано 18 проб (54 препарата) микроперифитона, 9 проб (27 препаратов) микрофитобентоса и 36 проб макрофитообрастаний.

Количественный учет клеток микроводорослей проводили в счетной камере Горяева в световом микроскопе БИОЛАМ Л-212 по методике, описанной ранее (Рябушко, 1986). По линейным размерам клеток доминирующих видов в сообществе фитообрастаний определяли их индивидуальную площадь поверхности ($\bar{S}_i$), объем ($\bar{V}_i$) и удельную поверхность ($\bar{S}_i / \bar{V}_i$). Площадь поверхности (S_i) и

объем (V_i) популяции i-го вида вычисляли, используя значения плотности клеток (N_i):

$$S_i = \overline{S}_i \cdot N_i, \quad V_i = \overline{V} \cdot N_i.$$

Площадь поверхности (E_Σ) и объем (V_Σ) всего сообщества составляют

$$S_\Sigma = \sum_{i=1}^{n} S_i, \quad V_\Sigma = \sum_{i=1}^{n} V_i.$$

Удельную поверхность сообщества находили по отношению площади поверхности сообщества к его объему:

$$\left(\frac{S}{V}\right)_\Sigma = \frac{S_\Sigma}{V_\Sigma}, \text{ мм}^2/\text{мм}^3.$$

Для оценки гидрохимической обстановки в местах исследования перифитона и бентоса использовали данные Л. С. Марковой (табл. 3), за что авторы ей искренне признательны.

Результаты и обсуждение

При исследовании фитообрастаний искусственных и природных субстратов в бухтах Мартыновой и Карантинной Черного моря в весенне-летний период обнаружено 19 видов *Bacillariophyta*, 4 вида *Chlorophyta*, 3 вида *Phaeophyta* и 3 вида *Rhodophyta* (табл. 4).

ТАБЛИЦА 4

Компоненты фитообрастаний искусственных и природных субстратов бухт Мартыновой и Карантинной Черного моря в весенне-летний период 1988 г.

Микрофиты	Макрофиты
Отдел *Bacillariophyta*	Отдел *Chlorophyta*
Achnanthes longipes Ag.	*Cladophora* sp.
Achnanthes sp.	*Enteromorpha intestinalis* (L.) Link.
Amphora sp.	*Ulothrix* sp.
Berkeleya rutilans (Trent.) Grun.	*Ulva rigida* Ag.
Cocconeis costata Greg.	Отдел *Phaeophyta*
Cylindrotheca closterium (Ehr.) Reim. et Lewin	*Cystoseira barbata* (Good. et Wood.) Ag.
Fragilaria tabulata (Ag.) Lange-Bertalot	*Punctaria latifolia* Grev.
Grammatophora marina (Lyngb.) Kütz.	*Sphacelaria cirrhosa* (Roth) Ag.
Licmophora ehrenbergii (Kütz.) Grun.	Отдел *Rhodophyta*
L. flabellata Ag.	*Callithamnion corymbosum* (J. E. Smith) Lyngb.
Melosira moniliformis (O. Müll.) Ag.	*Ceramium rubrum* (Huds.) Ag.
Navicula ramosissima (Ag.) Cl.	*Kylinia* sp.
Navicula sp.	
Nitzschia hybrida f. *hyalina* Pr.-Lavr.	
N. tenuirostris Mer.	
Nitzschia sp. 1	
Nitzschia sp. 2	
Striatella unipunctata (Lyngb.) Ag.	
Trachyneis aspera (Ehr.) Cl.	

В марте—апреле фитообрастания представлены в основном диатомовыми водорослями класса *Pennatophyceae*, в мае—июне – диатомовыми и проростками макрофитов.

Первыми на искусственных субстратах появляются пеннатные диатомовые водоросли рода *Licmophora* Ag., характерные для холодного периода. В это время на различных типах субстратов они образуют кустистые колонии, которые к лету обычно распадаются, а водоросль встречается в виде одиночных клеток. Прикреп-

ление у *Licmophora* осуществляется при помощи слизистых образований, которые улавливают детрит и растворенные питательные вещества, создавая условия для последующего поселения диатомовых водорослей родов *Navicula* Bory, *Cocconeis* Ehr., *Nitzschia* Hass. (Chalain, Cook, 1979; Ohgai et al., 1984; и др.).

В марте—апреле на искусственных и природных (живых и неживых) субстратах в бухтах Мартыновой и Карантинной преобладали колонии *Licmophora ehrenbergii* (Kütz.) Grun., которыми обильно обрастали прибрежные камни и макрофиты родов *Ceramium* Roth, *Callithamnion* Lyngb., *Sphacelaria* Lyngb., *Ulva* L. и др. (последний А. И. Прошкина-Лавренко (1963) относила к макрофитам, не обрастающим диатомовыми водорослями).

Ранее было отмечено, что на каменистом мелководье Черного моря популяции *Licmophora ehrenbergii* имеют высокую численность в январе—феврале, поскольку в это время происходит их ауксоспорообразование (Рощин, 1986). Наибольшего обилия ($149.6 \cdot 10^4$ кл/см^2) этот вид достигал на искусственном субстрате типа «Cladophora», который экспонировали в море (внутренняя сторона бассейна) с 18 марта по 4 апреля (табл. 1).

В мае—июне в сообществах диатомовых водорослей на природных и искусственных субстратах наблюдали смену доминирующих видов. Ликмофора не исчезала, а занимала положение субдоминанта, уступая первенство одиночным подвижным формам родов *Nitzschia* и *Cylindrotheca*, которые достигают максимального развития в Черном море летом (Кучерова, 1957). Остальные виды, встреченные в бентосе и перифитоне в небольших количествах, заметной роли в сообществе не играли. Ближе к лету прибрежные камни и подвешенные искусственные субстраты интенсивно покрывались зелеными нитчатками, плотность которых в бухте Мартыновой на камнях достигала 50% от плотности диатомовых. Возможно, что летом в связи с уменьшением роли диатомовых как обрастателей увеличивается роль зеленых водорослей, которые подавляют развитие других микроводорослей, как отмечено при исследовании микрофитобентоса озер Антарктики (Hawes, 1989).

Плотность и биомасса обрастаний на осевых субстратах типа «Cladophora» и «Ceramium», имеющих близкую удельную поверхность, на 1—2 порядка выше весной, чем летом (табл. 1). Аналогичная закономерность наблюдается на природных субстратах. Плотность диатомовых водорослей на камнях отмечена выше весной, чем в начале лета (табл. 2). Летнее снижение плотности клеток диатомовых отмечено для бентоса и фитопланктона морей умеренных широт (Морозова-Водяницкая, 1940; Коновалова, 1984; Underwood, 1984; Huang, Boney, 1985; Рябушко, 1986; и др.).

Удельная поверхность сообществ диатомовых водорослей на искусственных субстратах существенно увеличивается от весны к лету (табл. 1). Весной в сообществе доминирующее положение занимают виды с крупными клетками, а летом на их месте вегетируют виды более мелких размеров, удельная поверхность которых в 2—3 раза выше. Сезонная смена доминантов сообщества фитообрастаний, вероятно, не только объясняется фитоцикличностью ценопопуляций, но и во многом определяется условиями среды и соответствием этим условиям морфофизиологических параметров клетки вида.

Известно, что в размерном ряду морских водорослей — от макрофитов до одноклеточных — увеличивается интенсивность фотосинтеза и органотрофии, а также возрастает доля гетеротрофного питания (Хайлов, Каменир, 1987). В связи с этим у видов, доминирующих в сообществе фитообрастания в летний период (*Nitzschia tenuirostris* и *Cylindrotheca closterium* (Ehr.) Reim. et Lewin (= *Nitzschia closterium* (Ehr.) W. Sm.), имеющих более высокие значения $\bar{S}_i / \bar{V}_i$ и соответственно меньшие размеры клеток по сравнению с доминантом весеннего периода *Licmophora ehrenbergii*, можно ожидать бóльшую способность к гетеротрофному типу питания, как это было показано для *Nitzschia closterium* (Lewin, Guillard, 1963; и др.).

Гидрохимические измерения, сделанные в районе проведения работ, показали, что от весны к лету происходит существенное снижение концентрации фосфатов

и нитратов в воде, что оказывает неблагоприятное влияние на виды с преобладающим автотрофным питанием (табл. 3). Снижение в этот период в прибрежной зоне содержания неорганических форм биогенных элементов обычно сопровождается увеличением концентрации растворенной органики — результат интенсификации ассимиляционных процессов в звене макрофитов и, как следствие, увеличения прижизненных выделений растворенной органики и разложения элиминированной массы макрофитов (Хайлов, Каменир, 1987). Следовательно, в летний период гидрохимические условия среды в прибрежной зоне моря благоприятны для видов с развитой способностью к гетеротрофному питанию. Этим, по-видимому, во многом можно объяснить изменение видовой структуры сообществ фитообрастания (табл. 1, 2).

Форма субстрата оказывает существенное влияние на количественное распределение диатомовых водорослей в фитообрастании. В марте—апреле биомасса и плотность популяций диатомовых водорослей на плоских субстратах типа «Enteromorpha» на порядок меньше, чем на субстратах осевого типа (табл. 1). Предпочтительность колонизации диатомовыми водорослями талломов макрофитов осевого типа по сравнению с плоскими слоевищами отмечали и другие авторы (Короткевич, 1960; Прошкина-Лавренко, 1963; Караева, 1972; Бондарчук, 1974; Ballantine, 1979; Huang, Boney, 1985; и др.). Весной макрофиты *Enteromorpha intestinalis* и *Ulva rigida*, имеющие плоский тип таллома, обрастали микроводорослями слабее, чем *Ceramium rubrum*, имеющий осевой тип таллома. В конце мая при температуре воды 17.5 °С в бухте Карантинная слоевища ульвы оставались свободными от обрастания, у макрофита наблюдались активный выход спор и развитие гаметофитов. Талломы *Ceramium rubrum* и *Ulva rigida*, собранные в бухте Мартыновой у уреза воды при температуре воды 21 °С, были обильно покрыты диатомовыми водорослями родов *Licmophora, Melosira, Nitzschia* и др. Сходное распределение диатомовых на макрофитах и искусственных субстратах, по-видимому, указывает на то, что макрофиты используются бентосными микроводорослями преимущественно в качестве субстрата прикрепления. Однако это не исключает и некоторого возможного метаболического взаимодействия диатомовых и многоклеточных водорослей. Многие исследователи неоднократно высказывали предположение, основанное на косвенных данных, что молодые, активно растущие части талломов макрофитов способны выделять метаболиты, препятствующие колонизации их поверхности (Ballantine, 1979; Colina, 1981; и др.). Ранее было показано, что молодые талломы и интеркалярная зона роста ламинарии японской, культивируемой в Приморье, обрастанию не подвергались в отличие от талломов 2-го года выращивания (Рябушко, Буянкина, 1982). Летом во время активного роста ламинарии количественный состав диатомовых обрастаний резко снижался по сравнению с зимне-весенним периодом. Однако на старых поврежденных частях слоевищ с низкой физиологической активностью обрастание диатомовыми даже в летний период может быть значительным, что было показано и для зостеры (Bulthuis, Woelkerling, 1983).

Значительное влияние на величину биомассы и плотность микрофитообрастаний искусственных субстратов оказывает и прибойность места их экспонирования. Если в весенний период различия между внешней и внутренней частями акватории невелики, то в летнее время биомасса и плотность диатомовых водорослей на структурах из внутренней стороны бассейна примерно на порядок выше, чем на аналогичных структурах из внешней (табл. 1).

Таким образом, видовой и размерный состав, количественное распределение диатомовых водорослей на искусственных и природных (живых и неживых) субстратах имеют сходные черты и регулируются сезонностью, прибойностью, формой и удельной поверхностью субстрата прикрепления. В мае—июне на осевых типах субстратов плотность и биомасса микрофитообрастаний снижаются на 1—2 порядка по сравнению с мартом—апрелем; удельная поверхность сообщества увеличивается при этом в 2 раза.

Метаболическое влияние живых субстратов, возможно, играет второстепенную роль в воздействии на фитообрастание. Исключение составляет ситуация, когда наиболее активно растущие участки талломов макрофитов метаболически препятствуют обрастанию и когда наиболее старые, разрушающиеся части слоевища обильно выделяют растворенную органику в процессе лизиса клеток, что, очевидно, способствует развитию диатомовых водорослей, способных к интенсивной гетеротрофии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бондарчук Л. Л. Особенности распределения эпифитных диатомей на макрофитах Белого моря // Тез. докл. на Всесоюз. совещ. по морской альгологии—макрофитобентосу. М., 1974. С. 22—23. — *Горбенко Ю. А.* Экология морских микроорганизмов перифитона. Киев: Наукова думка, 1977. 250 с. — *Караева Н. И.* Диатомовые водоросли бентоса Каспийского моря. Баку: Элм, 1972. 258 с. — *Коновалова Г. В.* Структура планктонного фитоценоза залива Восток Японского моря // Биология моря. 1984. № 1. С. 13—23. — *Короткевич О. С.* Диатомовая флора литорали Баренцева моря // Тр. Мурманского морского биологического ин-та. 1960. Вып. 1 (5). С. 68—338. — *Кучерова З. С.* Видовой состав и сезонная динамика диатомовых морских обрастаний // Тр. Севастопольской биологической станции. 1957. Т. 9. С. 22—29. — *Кучерова З. С., Горбенко Ю. А.* Влияние бактериальной пленки на оседание диатомовых водорослей // Там же. 1963. Т. 16. С. 443—446. — *Миничева Г. Г.* Показатели поверхности водорослей в структурно-функциональной оценке макрофитобентоса (на примере северо-западной части Черного моря): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Севастополь, 1989. 19 с. — *Морозова-Водяницкая Н. В.* Некоторые результаты количественных исследований фитопланктона в Черном море // Тр. Новороссийской биологической станции. 1940. Т. 2. Вып. 3. С. 273—319. — *Прошкина-Лавренко А. И.* Диатомовые водоросли бентоса Черного моря. М.; Л.: Наука, 1963. 243 с. — *Рощин А. М.* Условия образования ауксоспор в культуре и природной популяции диатомовой водоросли *Licmophora ehrenbergii*. Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1986. № 1090-В Деп. 13 с. — *Рябушко Л. И., Буянкина С. К.* Диатомовые обрастания ламинарии японской, культивируемой в Приморье // Биология шельфовых зон Мирового океана. Тез. докл. II Всесоюз. конф. по морской биологии. Владивосток, 1982. Ч. 1. С. 61—62. — *Рябушко Л. И.* Диатомовые водоросли верхней сублиторали северо-западной части Японского моря: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Севастополь, 1986. 24 с. — *Хайлов К. М., Каменир Ю. Г.* Соотношения фотосинтеза и усвоения растворенных органических веществ в размерных рядах морских водорослей // ДАН УССР. Сер. Б (геологические, химические и биологические науки). 1987. № 8. С. 80—83. — *Ballantine D. L.* The distribution of algal epiphytes on macrophyte hosts off-shore from La Parguera, Puerto Rico // Bot. Marina. 1979. Vol. 22. P. 107—111. — *Bulthuis D. A., Woelkerling Wm. J.* Biomass accumulation and shading effects of epiphytes on leaves of the seagrass *Heterozostera tasmanica* in Victoria, Australia // Aquatic Botany. 1983. Vol. 16. P. 137—148. — *Castenholz R. W.* The effect of grazing on marine littoral diatom populations // Ecology. 1961. Vol. 62. N 4. P. 783—794. — *Chalain T. M. B.* de, *Cook P.* The initial stages of biological settlement on artificial substances immersed in the sea // Proc. Electron. Microscopy Soc. South. Afr. 1979. Vol. 9. P. 21—22. — *Colina A.* Investigation on the structure, composition and productivity of the epiphyte communities on *Fucus vesiculosus* L. in the Western Baltic: Dis. Kiel: Christian-Albrechts universität, 1981. 118 p. — *Hawes Ian.* Filamentous green algae in freshwater streams on signy Island, Antarctica // Hydrobiologia. 1989. Vol. 172. P. 1—18. — *Huang R., Boney A. D.* Seasonal ecology of littoral epiphytic diatoms on Great Cumbrae Island // Trans. Bot. Soc. Edinburgh. 1985. Vol. 44. N 4. P. 309—322. — *Hudon C., Bourget E.* Initial colonization of artificial substrate: community development and structure studied by scanning electron microscopy // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1981. Vol. 38. N 11. P. 1371—1384. — *Hudon C., Bourget E.* The effect of light on the vertical structure of epibenthic diatom communities // Bot. Marine. 1983. Vol. 26. N 7. P. 317—330. — *Keithan E. D., Lowe R. L., DeYoe Hudson R.* Benthic diatom distribution in a Pennsylvania stream: role of PH and nutrients // J. Phycol. 1988. Vol. 24. N 4. P. 581—585. — *Lewin J. C., Guillard R. R. L.* Diatoms // Ann. Rev. Microbiol. 1963. Vol. 17. P. 373—414. — *Ohgai M., Matsui T., Okuda T., Tsukahara H.* Fine structure of adhesive parts of diatoms (*Bacillariaceae*) and adhesive mechanism // J. Shimonoseki Univ. Fish. 1984. Vol. 33. N 1. P. 27—35. — *Underwood A. J.* The vertical distribution and seasonal abundance of intertidal microalgae on a rocky shore in New South Wales // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1984. Vol. 78. N 3. P. 199—200.

Институт биологии южных морей АН Украины
Севастополь

Получено 10 IV 1990

УДК 541.48 : 581.5(470.47)

И. А. Володина

ОСОБЕННОСТИ ГОРИЗОНТАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ СЕМЯН В ПОЧВАХ КАЛМЫКИИ

I. A. VOLODINA. PECULIARITIES OF HORIZONTAL DISTRIBUTION OF SEEDS IN SOILS OF KALMYKIA

Изучены закономерности связи почвенных банков семян (ПБС) с видовым составом сообществ растений и микрорельефом. Выявлена автономность состава ПБС по отношению к видовому составу сообществ. Обсуждается перераспределение семян в пространстве, обусловленное разными факторами.

Один из перспективных подходов к оценке состояния растительного покрова — исследование почвенных банков семян (ПБС), или совокупностей находящихся в почве семян различных растений. ПБС являются резервом восстановления сообществ в естественных условиях, в том числе на нарушенных территориях. Характеристики банков семян (видовой состав, численность семян) могут служить для оценки способности сообществ к самовосстановлению. Закономерности связи ПБС с составом растительных сообществ, микрорельефом могут быть в той или иной мере использованы при определении тенденций формирования структуры сообществ.

В настоящей работе излагаются некоторые результаты исследования почвенных банков семян в остепненных пустынях западной части Прикаспийской низменности (Яшкульский р-н Калмыцкой АССР, 1988 г.).

Растительный покров исследованной территории характеризуется четко выраженной комплексностью. Лерхополынные и мятликово-лерхополынные сообщества на бурых почвах сочетаются с чернополынными на солонцах разных типов. На солонцеватых разностях почв для лерхополынных сообществ характерно участие *Anabasis aphylla*. Широко развиты эфемерово-однолетниковые сообщества, сообщества сочных солянок (*Halocnemum strobilaceum, Suaeda prostrata, Salicornia europaea*) на солончаках и пырейные (*Elytrigia repens*) ценозы в лиманообразных понижениях.

Изучение ПБС проводили на двух участках — в окр. оз. Дед-Хулсун и вблизи пос. Цаган-Усн. С этой целью были заложены три геоботанических профиля, характеризующих экологические ряды сообществ. Два из них (на первом участке) приурочены к склонам северной и восточной экспозиций крупного блюдцеобразного мезопонижения, днище которого занято солончаком. Протяженность профилей составляет соответственно 800 и 450 м. Третий профиль (на втором участке) заложен на склоне западной экспозиции, примыкающем к засоленному озеру (протяженность 700 м).

В наиболее характерных сообществах, приуроченных к различным формам микрорельефа, на участках профилей взяты образцы почв. Образцы брали в 3—8-кратной повторности для каждого из выбранных сообществ в зависимости от занимаемой им площади. Размер образцов 10 × 10 см, глубина их взятия 10 см. Изучение вертикального распределения семян показало, что почти все они сосредоточены в верхнем 3—4-сантиметровом слое почвы, что весьма характерно для аридных районов (Нечаева, 1954; Работнов, 1982). Образцы, взятые нами с глубины более 10 см (до 1.5 м), жизнеспособных семян не содержали.

При изучении банка семян был использован метод проращивания семян в почве (Работнов, 1982). Каждый образец помещали в несколько баночек слоем 3—4 см. Баночки ставили в лабораторном помещении у окна (свет стимулирует прорастание ряда семян в почвенных образцах). Образцы периодически увлажняли. Появляющиеся всходы подсчитывали и определяли их видовую принадлежность. Для этого использовали как специальные определители, так и собст-

венный гербарий всходов, предварительно выращенных из собранных семян. Проращивание проводили в течение 3 вегетационных периодов. Такая продолжительность представляется достаточной для относительно полного выявления видового состава и численности семян. Семена ряда растений, для выведения которых из состояния покоя необходима специальная обработка (например, химическая или термическая), остаются непроросшими. Это является одним из недостатков выбранного метода изучения ПБС и препятствует получению абсолютно точных результатов. В целом, однако, полученные данные являются вполне сравнимыми для разных сообществ.

По окончании каждого вегетационного периода (когда новые всходы переставали появляться) образцы подсушивали до воздушно-сухого состояния и хранили в помещении без отопления. Условия зимнего хранения, по всей вероятности, не имеют большого значения, поскольку покоящиеся семена растений сравнительно мало чувствительны к воздействию низких температур (Петров, 1989). В то же время подсушивание почвенной массы не вызывает гибели семян, а, напротив, стимулирует их прорастание (Петров, 1989).

Количество семян в почвенных банках того или иного сообщества определяли как среднее из количества семян повторностей.

Общий видовой состав ПБС на участках трех исследованных профилей значительно обеднен по сравнению с видовым составом существующих на этих участках растительных сообществ. Флора последних включает в себя 59 видов, состав ПБС ограничен всего 13 видами растений. Качественное несоответствие видовых составов растительных сообществ и ПБС проявляется в низких коэффициентах их флористической общности [1] (0—30).

В почвах заметно снижены видовое разнообразие и доля семян многолетних видов. Из них в значительном количестве представлен лишь вид *Artemisia lerchiana*. Широко распространены семена однолетних видов, характерных для производных степных и пустынно-степных сообществ.

Автономность состава ПБС по отношению к составу растительных сообществ в значительной степени связана с особенностями горизонтального распределения семян по территории. Последнее можно рассматривать на двух уровнях — в пределах склонов и по микрорельефу.

В пределах склонов общее количество семян несколько снижено в почвах верхних участков (300—3600 шт/м^2) и достигает максимума в средних частях (3000—10 000 шт/м^2). В почвах солончаковых сообществ, занимающих днища мезопонижений, жизнеспособные семена отсутствуют. Такое распределение семян, возможно, связано с особенностями профиля склонов, характеризующихся большим уклоном вверху и выположенной средней частью. В результате воздействия ветра и склоновых процессов семена сносятся вниз, накапливаясь в ПБС средних участков склонов. Причины их отсутствия в почвах солончаковых сообществ могут быть различными: тяжелый механический состав верхних горизонтов почв (ухудшающий аэрацию и затрудняющий проникновение семян), отсутствие в составе сообществ представителей других семейств, кроме маревых семена которых, возможно, формируют лишь кратковременные банки).

Микрорельеф также влияет на распределение почвенных семян. Наибольшее их количество отмечено на микроповышениях (3000—10 000 шт/м^2), наименьшее — в микропонижениях (0—3000 шт/м^2). Это может быть связано с бóльшими гумусированностью и увлажненностью микрозападин и эрозионных ложбин, где семена могут прорастать более активно.

Влияние микрорельефа на распределение семян различных видов проявляется неодинаково. Наиболее четко эта зависимость выражена у 3 видов — *Artemisia*

---

[1] $K = \frac{100 \cdot a}{(b + c) - a}$, где a — число общих видов в растительном сообществе и соответствующему ПБС; b — число видов в сообществе; c — число видов в ПБС.

lerchiana, Poa bulbosa, Erophila verna, семена которых составляют основную часть ПБС.

Семена *Artemisia lerchiana* — одного из доминантов коренных сообществ — накапливаются преимущественно в понижениях, что может объясняться более высокой жизненностью вида, отмечаемой в отрицательных формах микрорельефа. Особи полыни здесь отличаются бо́льшими высотой и фитомассой, лучшим плодоношением.

В отличие от семян полыни обилие семян *Erophila verna* и луковиц *Poa bulbosa* увеличивается, как правило, в почвах микроповышений. Эта закономерность более четко выражена на первом участке (первый и второй профили), где мятлик широко распространен в растительном покрове, и сглаживается на втором участке (третий профиль), в сообществах которого мятлик встречается в меньшем обилии.

Вид *Erophila verna,* доля семян которого в ПБС достаточно велика, в наземном покрове нами не отмечен. Семена этого вида, ранее, по-видимому, присутствовавшего в покрове, длительное время сохраняются в почве. Они являются частью долговременного резерва семян, прорастающих при появлении благоприятных условий (например, при нарушении растительного покрова).

Прорастание основной массы семян *Artemisia lerchiana* и луковиц *Poa bulbosa* в 1-й год лабораторного проращивания может свидетельствовать о недолговечности этой части банков семян.

Менее четкую связь с микрорельефом обнаруживают однолетники, характерные для вторичных сообществ (*Lepidium perfoliatum, Descurainia sophia, Ceratocephala falcata, Lappula patula, Eremopyrum orientale*). Значительная часть семян этой группы видов прорастает лишь в течение 2-го года проращивания, т. е. относится (как и у *Erophila verna*) к долговременной части ПБС, играющей важную роль в самовосстановлении сообществ. Подтверждением этого служит и характер распределения семян этих видов. Пики их численности приурочены к сообществам со значительным участием однолетников на наиболее эродированных средних частях склонов. Различия в горизонтальном распределении семян этой группы видов и *Erophila verna* связаны, возможно, с тем, что первые имеют постоянные источники пополнения запасов семян (поскольку однолетники ежегодно широко распространены в покрове), а вторые представлены в покрове лишь периодически.

В целом по характеристикам ПБС (численности семян, типу горизонтального распределения, времени появления всходов при лабораторном проращивании) выделяются 3 группы видов.

I. *Artemisia lerchiana, Poa bulbosa, Erophila verna.* Семена этих видов наиболее многочисленны в почвах, а распределение их по территории тесно связано с микрорельефом. Семена полыни и луковицы мятлика — видов условнокоренных ценозов — практически полностью прорастают в 1-й год проращивания.

II. *Lepidium perfoliatum, Descurainia sophia, Ceratocephala falcata, Lappula patula, Eremopyrum orientale.* Семена менее многочисленны, в распределении слабо связаны с микрорельефом. Максимальное количество семян приурочено к сообществам со значительным участием однолетников в средних частях склонов. Бо́льшая часть семян прорастает на 2-й год.

III. *Herniaria glabra, Polygonum aviculare, Oxalis corniculata, Chorispora tenella.* Семена встречаются единично и характеризуются случайным распределением.

Материалы исследования дают основание для следующих обобщений.

1. Почвенные банки семян остепненных пустынь качественно отличны от состава сообществ: для них характерны значительная видовая обедненность, широкое участие однолетников и низкая доля семян-доминантов коренных ценозов.

2. Проявляющаяся автономность составов ПБС (по отношению к составам существующих сообществ) в определенной степени связана с различной стратегией

прорастания семян видов однолетних и многолетних трав. Первые образуют долговременную часть ПБС, которая активизируется при нарушениях коренных сообществ и является основой для формирования производных ценозов на нарушенных участках. Вторые составляют кратковременный резерв ПБС, активно вовлекаемый в процесс естественного самовосстановления коренной растительности.

3. Перераспределение семян в пространстве (вызываемое разными факторами и неоднозначное по характеру у разных видов) усиливает несоответствие составов ПБС и сообществ и является, по-видимому, одной из причин «пестротности» растительного покрова.

4. Широкомасштабные антропогенные нарушения естественного покрова остепненных пустынь могут приводить к его необратимой деградации, так как коренные сообщества (обладающие высокой способностью к самовосстановлению в естественных условиях) лишаются источника своего восстановления — почвенных запасов семян. Активная реализация ПБС сообществами многолетних трав является, возможно, одним из механизмов их устойчивости в естественных условиях, которая утрачивается в случае резкого нарушения этих условий.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Нечаева Н. Т. Засемененность пастбищ юго-восточных Каракумов и влияние выпаса на заделку семян // Пустыни СССР и их освоение. Л.: Изд-во АН СССР, 1954. Т. 2. С. 121—146. — *Петров В. В.* Банк семян в почвах лесных фитоценозов европейской части СССР. М.: Изд-во МГУ, 1989. 176 с. — *Работнов Т. А.* Жизнеспособные семена в почвах природных биогеоценозов СССР // Теоретические и прикладные аспекты биогеографии. М., 1982. С. 35—59.

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова Получено 18 IV 1991

УДК 581.54 : 582.623.2

Н. В. Ловелиус

CHOSENIA ARBUTIFOLIA (*SALICACEAE*) — НОВЫЙ ИНДИКАТОР СОЛНЕЧНО-БИОСФЕРНЫХ СВЯЗЕЙ

N. V. LOVELIUS. CHOSENIA ARBUTIFOLIA (*SALICACEAE*), A NEW INDICATOR OF SOLAR-BIOSPHERIC CONNECTIONS

Анализ радиального прироста чозении на Камчатке позволил рассмотреть характеристики температуры воздуха и осадков в годы формирования аномально больших и малых величин годичных колец и показал регулярное повторение максимумов и минимумов с периодом, близким к 22 годам, что дало возможность предположить наличие астрофизической обусловленности столь высокой регулярности экстремальных значений наиболее значительных по амплитуде колебаний. В результате обработки данных измерений по методу наложенных эпох относительно реперов нечетных и четных максимумов и минимумов активности Солнца в сочетании с интегрированием показано: а) наличие противоположных по знаку изменений прироста в эпохи нечетных и четных максимумов и минимумов 11-летних циклов активности Солнца; б) существование устойчивых сдвигов изменений прироста относительно дат солнечных реперов. Можно предположить, что эти сдвиги обусловлены эффектом притока галактических космических лучей, согласованным с солнечной активностью и геомагнитным полем Земли. Высказано соображение о целесообразности разработки новых понятий «гелиобиоритмотип» и «галактикобиоритмотип» как основы «исчисления» времени биологическими системами в процессе их эволюции. Приведена таблица годичных колец за период с 1899 по 1986 г.

Проблема солнечно-земных связей в ботанической литературе вообще и в Ботаническом журнале в частности еще не получила достаточного освещения. Связь активности Солнца и прироста древесных растений — по-видимому, наиболее сложная междисциплинарная проблема, которую разрабатывали зарубежные

ученые (Douglass, 1919, 1928, 1936 и др.; Bonner, 1935; Brey, 1965; Stuiver, 1965; Schove, 1969; и др.) и отечественные специалисты (Скрябин, 1960; Костин, 1961; Ловелиус, 1970, 1990; Молчанов, 1970; Битвинскас, 1971; Дмитриева, 1985; Ловелиус и др., 1990; Ловелиус, Родин, 1990; и др.).

Определенные трудности в ее разработку вносят многочисленные различия в методах сбора и обработки дендроиндикационной информации, приводящие порой к взаимоисключающим результатам. Как правило, эту проблему в нашей стране разрабатывали на локальном и региональном материалах.

Несмотря на большое количество исходных данных, этап накопления пред-

ТАБЛИЦА 1

Серия годичных колец чозении, мм (в числителе) и отклонений прироста 10-летней нормы, % (в знаменателе) по 8 модельным деревьям, произрастающим на первой пойменной террасе р. Левый Лунтас в бассейне р. Быстрой (Камчатка)

Годы	Десятилетия									
	1890	1900	1910	1920	1930	1940	1950	1960	1970	1980
0	—	4.25/137	2.50/90	1.85/128	1.07/32	2.89/112	2.55/110	2.07/127	1.07/83	1.08/95
1	—	3.85/124	2.53/91	1.85/128	2.08/61	2.41/93	2.32/100	1.72/105	1.08/84	1.34/118
2	—	3.55/115	2.42/87	1.70/118	2.82/83	2.66/103	2.00/86	2.04/125	1.11/87	1.06/93
3	—	1.93/62	2.87/103	1.43/99	2.86/84	2.87/111	2.22/96	1.60/98	1.18/92	1.18/104
4	—	2.15/69	3.18/114	1.52/105	3.93/116	3.03/117	2.10/91	1.97/121	1.31/102	1.28/112
5	—	2.23/72	3.42/123	1.18/82	5.74/169	2.60/101	2.54/109	1.39/85	1.49/116	0.63/55
6	—	3.08/99	2.93/105	1.53/106	5.32/157	2.37/92	2.59/112	1.55/95	1.58/123	0.81/71
7		3.18/103	2.67/96	1.20/83	3.94/116	2.09/81	2.46/106	1.58/97	1.31/102	—
8	—	3.45/111	3.30/118	1.03/71	3.29/97	2.24/87	2.18/94	1.18/72	1.48/115	—
9	4.50/140	3.33/109	2.08/75	1.15/80	2.86/84	2.71/105	2.24/97	1.22/75	1.21/94	—
$\bar{X}$		3.10	2.79	1.44	3.39	2.59	2.32	1.63	1.28	(1.14)

Примечание. Индекс для годичного слоя 1899 г. рассчитан от $\bar{X}$ 1899—1908 гг. Индексы для слоев 1980—1986 гг. рассчитаны от средней нормы для 1977—1986 гг.

ставлений о разновариантных реакциях древесных растений на аномалии активности Солнца еще не завершен. Сложность «прочтения» откликов разных пород в местах их произрастания, различающихся многообразием условий, требует абсолютной унификации методики взятия образцов-кернов, проведения измерений и статистической обработки данных. При соблюдении единого подхода необходимо охватить максимальное количество представителей дендрофлоры в пределах их ареалов и всего набора экотопов, что и позволит типизировать их реакции на аномалии активности Солнца, а также определить пространственное распределение основных многолетних ритмов их амплитуды и повторяемость.

В связи с расширением географии исследований по дендроиндикации природных процессов и антропогенных воздействий, начатых мною на Камчатке еще в 1968 г. (при поддержке Д. Ф. Ефремова, А. В. Абатурова, В. В. Вакуленко — сотрудников Камчатской ЛОС), возникла необходимость в поисках новых индикаторов солнечно-земных связей, чему и посвящена эта публикация.

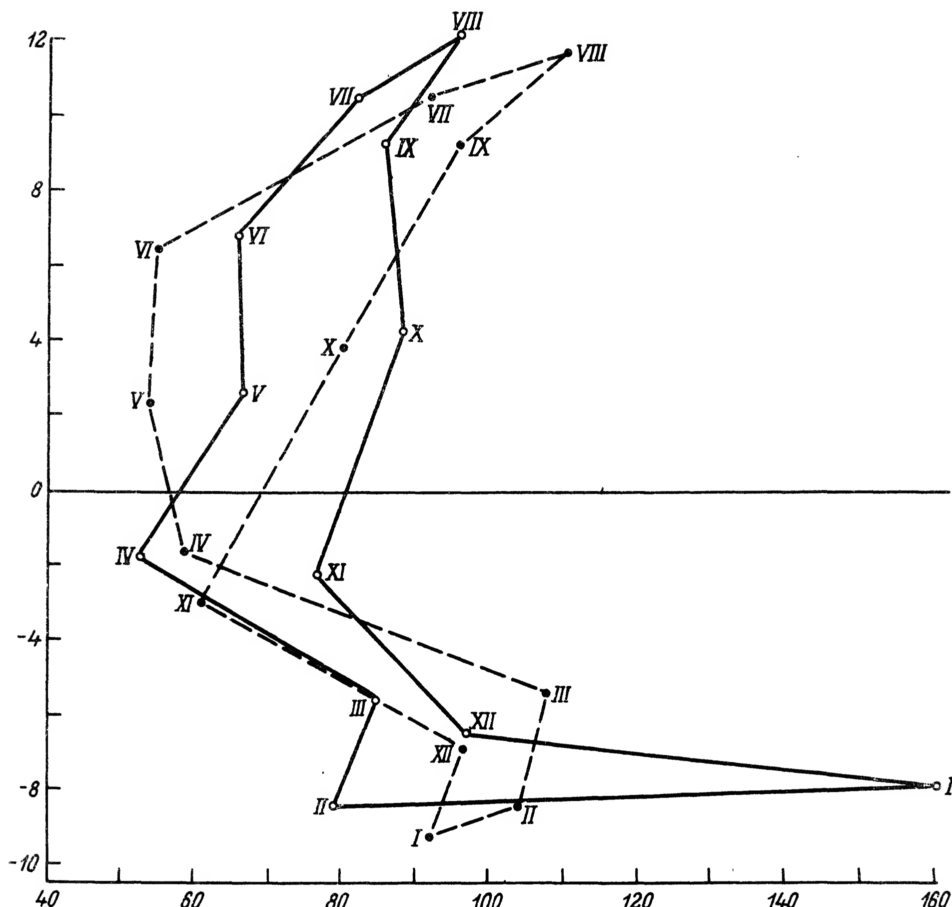


Рис. 1. Климатограммы «температура—осадки» (за экологический год — *X—XII—I—IX* мес) в годы с приростом чозении на 10% больше (сплошные линии) и на 10% меньше нормы (штриховые).

По оси абсцисс — осадки, мм; по оси ординат — температура воздуха, °С. Римские цифры — месяцы года.

Произрастание чозении на постоянно переувлажненных экотопах в долинах рек в качестве пионерного дерева давало основание предположить, что влага не лимитирует ее рост. Кроме того, на больших пространствах чозения является единственным представителем дендрофлоры, способным дать информацию об изменениях природных условий за несколько десятилетий, не охваченных данными инструментальных наблюдений.

Исследованиям чозении посвящено значительное количество работ (Сочава, 1929; Колесников, 1937; Шелудякова, 1943; Леонтьев, 1948; Стариков, Дьяконов, 1952; Норин, 1958; Кожевников, 1974; Юрцев, Секретарева, 1983; Николаев, 1986; и др.), в которых рассматриваются эколого-ценотические, геоботанические, флорогенетические особенности этой представительницы семейства ивовых.

В летний экспедиционный сезон 1986 г. во время работы на Камчатке дендроиндикационного отряда Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (Н. В. Ловелиус, Л. Е. Родин и др.) совместно с сотрудниками Камчатской лесной опытной станции (П. А. Хоментовский и др.) в бассейне р. Быстрой, на ее притоке Левый Лунтас, автором были взяты буром Престлера керны у модельных деревьев чозении, произрастающей на первой пойменной террасе в непосредственной близости от воды. Измерения годичных колец выполнены

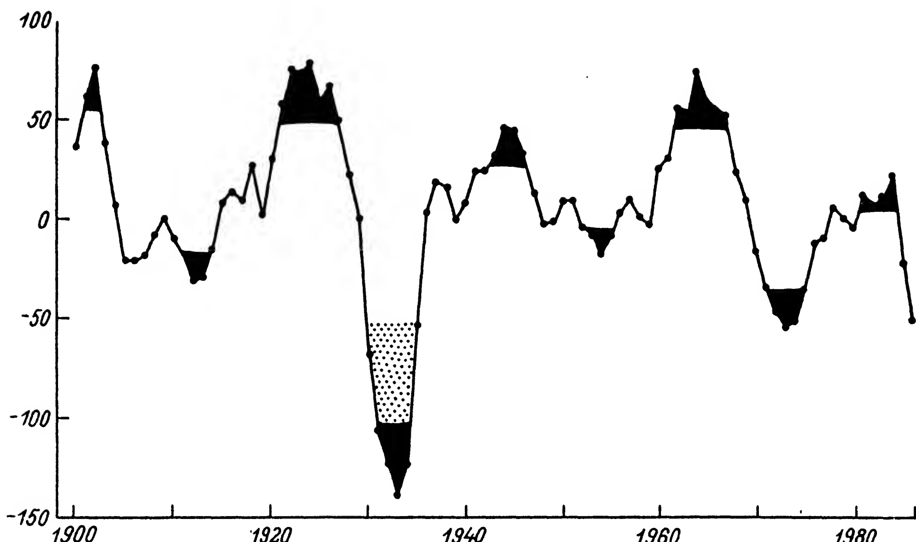


Рис. 2. Дендрограмма интегрального хода изменений радиального прироста чозении в пойме р. Левый Лунтас (Камчатка).

По оси абсцисс — годы; по оси ординат — интегральные значения отклонений прироста годичных колец от 10-летней средней календарной нормы.

на МБС-1 с точностью до 0.01 мм по 8 деревьям (16 радиусам). Усредненные данные (мм) приведены в табл. 1.

Попытка использовать чозению в качестве объекта дендроиндикационных исследований предпринята мною впервые. Прежде всего было интересно выявить ее отношение к тепло- и влагообеспеченности в годы аномально больших и малых величин радиального прироста. Для этой цели были сделаны выборки средних месячных температур воздуха и месячных сумм осадков по метеостанции «Петропавловский маяк» для групп лет с приростом на 10% больше и на 10% меньше многолетней нормы. Практика показывает, что наиболее полное представление о роли метеорологических факторов в формировании радиального прироста можно получить при их анализе за экологический год, охватывающий предзимье, период относительного покоя и вегетации (октябрь—декабрь—январь—сентябрь). На рис. 1 приведены климатограммы «температура—осадки» для групп лет с противоположными аномалиями прироста. Накануне больших приростов четко прослеживаются более теплые и влажные октябрь и ноябрь, и в особенности январь. Такое значительное выпадение осадков в январе существенно утепляет корнеобитаемый слой почвогрунтов, предохраняя корневые системы от переохлаждения в самый холодный месяц года. В последующие февраль, март и апрель количество осадков в годы с малым приростом несколько больше, но это уже не имеет такого решающего значения, как в январе.

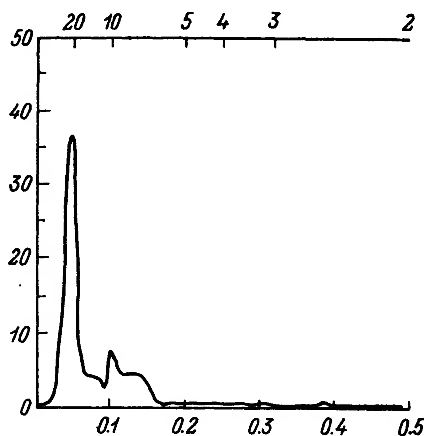


Рис. 3. Результат анализа Фурье серии годичных колец чозении, произрастающей в пойме р. Левый Лунтас (Камчатка).

По осям абсцисс: снизу — интеграл, год$^{-1}$; сверху — годы; по оси ординат — емкость дисперсии, %.

ТАБЛИЦА 2

Годы экстремальных значений волнового индекса Логинова*

Дата максимума	Интервал, лет	№ цикла	Дата минимума	Интервал, лет
1885		1	1890	
	10			13
1895		2	1903	
	13			12
1908		3	1915	
	11			10
1919		4	1925	
	10			10
1929		5	1935	
	10			10
1939		6	1945	
	11			10
1950		7	1955	
	10			10
1960		8	1965	
Среднее	10.7			10.7

Примечание. * Расчеты выполнены автором по данным работы В. Ф. Логинова (1973).

В годы с большими приростами в мае, июне и августе теплее, осадков в мае, июне, июле больше и лишь в августе и сентябре их меньше. Вероятно, осадки в мае способствуют ускорению разрушения снежного покрова и более раннему началу периода вегетации, а в последующие месяцы (июнь—август) оптимальному прогреванию почвы (Ловелиус, 1978). Наложение климатограмм в годы с противоположными аномалиями прироста дает возможность оценить значение перераспределения этих метеорологических характеристик внутри экологического года для формирования радиального прироста чозении. О перспективности такого подхода можно судить, например, по изучению реакции 10 древесных пород в лесорастительных условиях, близких к оптимальным в ущелье Кондара (Таджикистан), на соотношение температуры и осадков, что позволяет предположить возможность типизации их реакций на перераспределение этих метеорологических характеристик внутри экологического года (Камелин и др., 1990).

Пионерная роль чозении в освоении речных кос, галечных, песчаных и других наносов (порой при отсутствии видимого субстрата) характеризует ее как самую неприхотливую к эдафическим факторам. По моим наблюдениям на Камчатке, Чукотке, Колыме и в Якутии создается впечатление, что переувлажнение — едва ли не обязательное условие ее существования. Диапазон колебаний величин прироста годичных колец равен 5.2 мм (от 0.7 до 5.9 мм), а отклонения от 10-летней средней календарной нормы — 130% (от 40 до 170%); наиболее частое повторение прироста 1.3—2.9 мм. Диапазон отклонений от 10-летней нормы несколько сужен, и суммарный вклад отклонений в пределах 10% от нормы составляет около 50% от значений всей выборки. Это в известной мере может служить показателем устойчивости чозении к незначительным колебаниям условий среды.

Изучение изменений радиального прироста древесных растений позволяет установить ритмы изменений природных условий различной продолжительности — от внутривековых и вековых до многовековых, а расчет повторяемости их экстремальных значений раскрывает возможности их прогноза с большой заблаговременностью. Значительно выше качество прогностических построений направленных изменений радиального прироста деревьев, когда оно опирается на реперы аномалий активности Солнца.

Для определения многолетних тенденций в изменении радиального прироста деревьев, как показал опыт (Ловелиус, 1979, 1987; и др.), наиболее резуль-

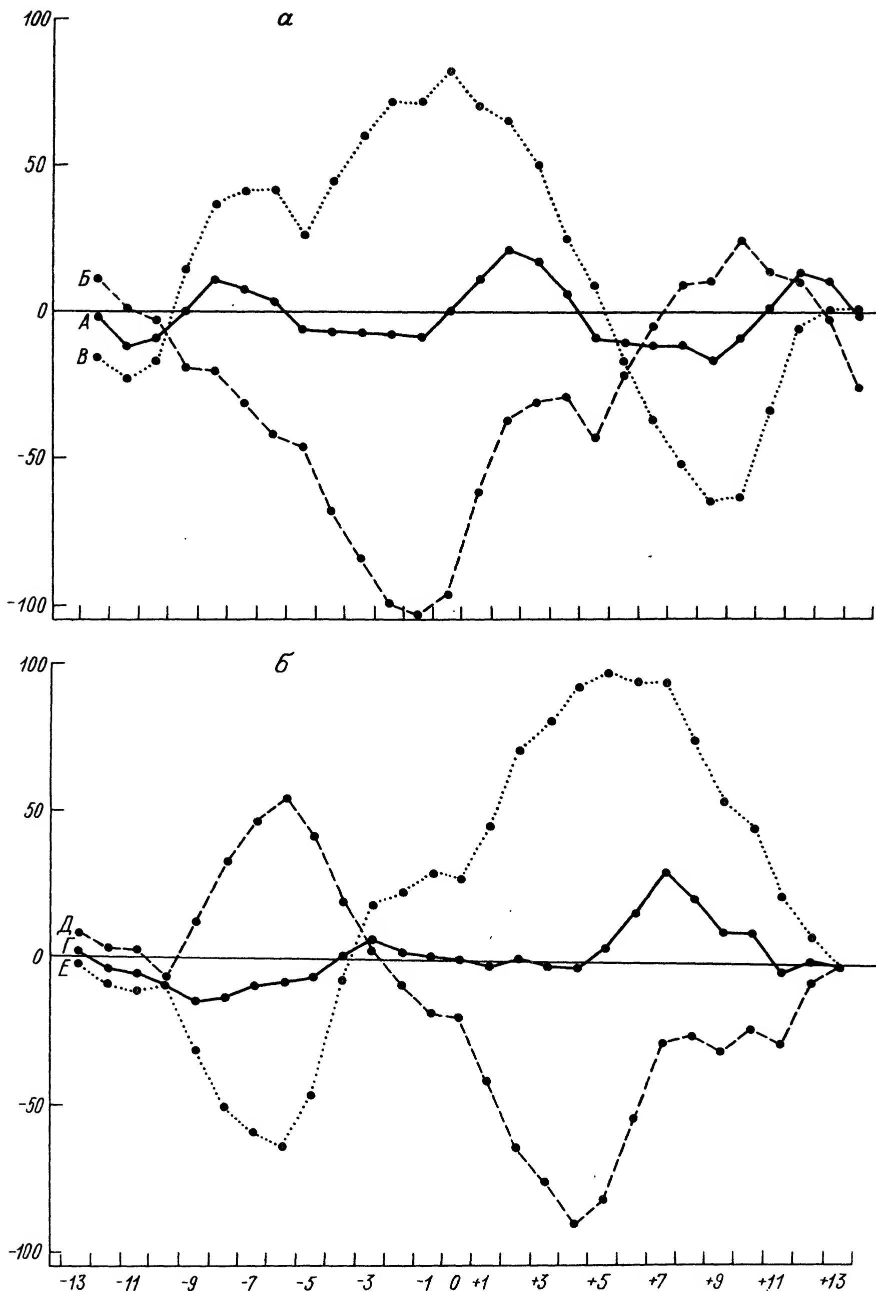


Рис. 4. Интегральная характеристика радиального прироста чозении в пойме р. Левый Лунтас в эпохи минимума (*а*) и максимума (*б*) активности Солнца в 11- и 22-летних циклах.

По оси абсцисс — годы: со знаком «—» — до минимума (максимума); со знаком «+» — после минимума (максимума); «О» — год минимума (максимума) активности Солнца; по оси ординат — интегральные значения отклонений от нормы. Средние значения по циклам в эпоху минимума: *А* — 6 (1915, 1925, 1935, 1945, 1955, 1965 г.), *Б* — 3 нечетным (1915, 1935, 1955 г.), *В* — 3 четным (1925, 1945, 1965 г.); в эпоху максимума: *Г* — 6 (1908, 1919, 1929, 1939, 1950, 1960 г.), *Д* — 3 нечетным (1908, 1929, 1950 г.), *Е* — 3 четным (1919, 1939, 1960 г.).

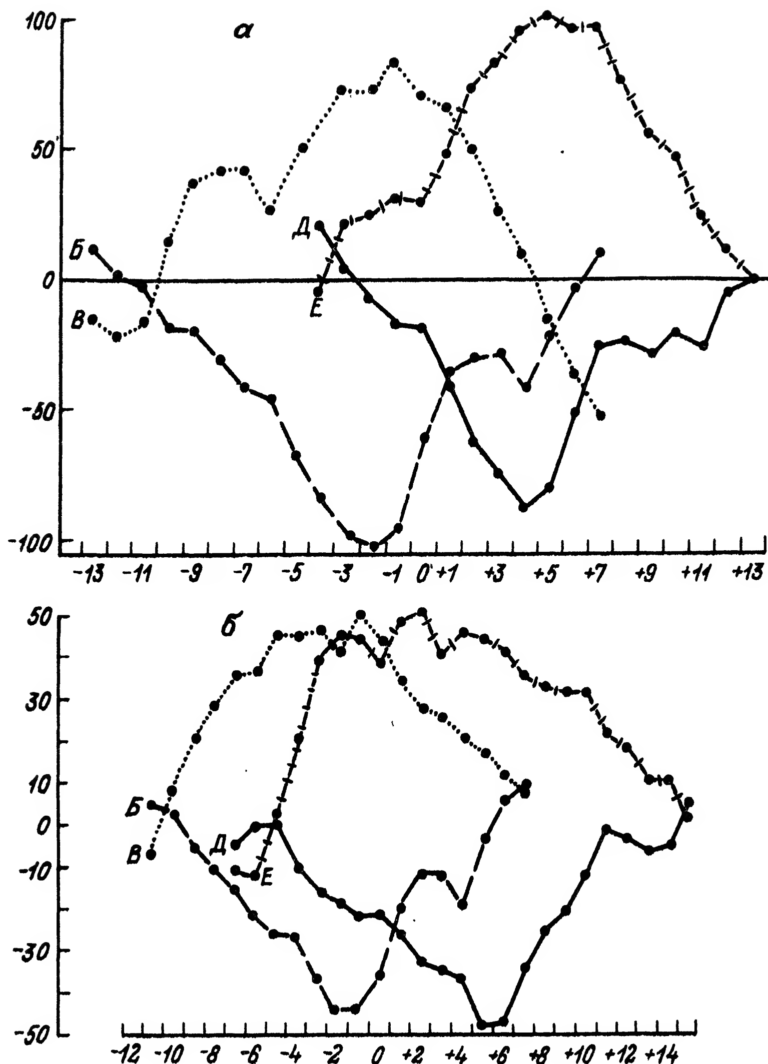


Рис. 5. Изменения радиального прироста годичных слоев деревьев в 22-летнем цикле активности Солнца чозении на Камчатке (*а*) и ели европейской в окр. Санкт-Петербурга (*б*).

В эпоху минимума: *Б* — нечетные, *В* — четные; в эпоху максимума: *Д* — нечетные, *Е* — четные. Обозначения те же, что и на рис. 4.

тативным является использование метода интегрально-разностных кривых. В данном построении использованы отклонения от 10-летней календарной нормы (табл. 1), последовательно суммируемые от начала серии измерений (рис. 2). В результате такой обработки появилась возможность определить даты экстремальных значений внутривековых изменений с отчетливо выраженной повторяемостью с периодом около 22 лет. Для определения вклада гармоник разной продолжительности в структуру ряда изменений прироста чозении был проведен анализ Фурье (рис. 3). Из анализа следует, что гармоника 22-летнего ритма составляет 36.5% от всей дисперсии ряда (расчеты выполнены С. Н. Шереметьевым). Ритм такой продолжительности полностью совпадает с 22-летним циклом геомагнитной активности Солнца (Витинский, 1973), что явилось основой для определения соотношения изменений прироста чозении с датами нечетных и четных максиму-

мов и минимумов 11-летних циклов активности Солнца. Ранее нами (Ловелиус, 1979) было установлено, что в эпохи четных и нечетных максимумов и минимумов 11-летних циклов солнечной активности имеют место противоположные по знаку изменения прироста деревьев. Вместе с тем, как показал анализ радиального прироста фисташки настоящей в Бадхызе (Ловелиус, Родин, 1990), могут отчетливо проявляться 11- и 22-летний ритмы, но амплитуда 22-летнего в 3 раза больше, чем 11-летнего. Анализ данных по приросту чозении проводился раздельно для нечетных и четных минимумов и максимумов активности Солнца (табл. 2), результаты обработки по методу наложенных эпох с последующим интегрированием [1] приведены на рис. 4 в двух вариантах обработки. Первый вариант состоял в анализе прироста в 6 эпохах минимума активности Солнца подряд (*А*): кривой описаны колебания малой амплитуды, которая совершенно не может быть сравнима с амплитудами при обработке измерений относительно 3 нечетных экстремумов (*Б*) и 3 четных (*В*). На рис. 4, *б* показан ход изменений прироста в эпоху максимума. На рис. 4, *а, б* наилучшим образом прослеживается симметричное расхождение кривых прироста в эпохи минимума (*Б* и *В*) и максимума (*Д* и *Е*) при минимальных амплитудах (как бы результирующих) кривых *А* и *Г*. Этот результат в полной мере убеждает в правомерности утверждения о неравнозначности воздействия активности Солнца в эпохи четных и нечетных 11-летних циклов, а устойчивый сдвиг относительно экстремальных значений активности Солнца дает возможность использовать его для долгосрочного прогнозирования направленных изменений прироста деревьев; кроме того, он может быть использован при экспертной оценке состояния лесных экосистем.

Самым удивительным оказался результат сравнения реакций чозении на Камчатке и ели европейской из окр. Санкт-Петербурга на экстремальные значения активности Солнца (рис. 5): полное сходство в распределении прироста (как в эпохи нечетных и четных минимумов и максимумов) показывает, что этот эффект одинаково проявляется на лиственных и хвойных породах деревьев независимо от географического положения и места произрастания.

Таким образом, результаты анализа характеристик прироста чозении относительно реперов активности Солнца дают основание заключить, что этот вид древесных растений представляет собой еще один индикатор солнечно-биосферных связей.

Систематизация реакций различных представителей дендрофлоры на аномальные изменения активности Солнца и притока галактических космических лучей может послужить основой для типизации их на уровне гелио- или галактикобиоритмотипов (Ловелиус, 1979).

Полученные результаты в определенной мере перекликаются с соображениями академика В. И. Вернадского (1926 : 15): «Изучение отражения на земных процессах солнечных излучений уже достаточно для получения первого, но точного и глубокого представления о биосфере как о земном и космическом механизме. Солнцем в корне переработан и изменен лик Земли, пронизана и охвачена биосфера. В значительной мере биосфера является проявлением его излучений».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Битвинскас Т. Т. К вопросу о связи солнечной активности, климата и прироста насаждений // Влияние солнечной активности на атмосферу и биосферу Земли. М.: Наука, 1971. С. 57—61. — *Вернадский В. И.* Биосфера. Л.: Научное химико-технол. изд-во, 1926. 146 с. — *Витинский Ю. И.* Цикличность и прогнозы солнечной активности. Л.: Наука, 1973. 257 с. — *Дмитриева Е. В.* Цикличность прироста деревьев в лесостепи в связи с солнечной активностью // Долгосрочное прогнозирование гидрометеорологических условий.

[1] Применение метода наложенных эпох в сочетании с методом интегрирования при выявлении многолетних изменений прироста деревьев в эпохи экстремальных значений активности Солнца предложено автором впервые (Ловелиус, 1979).

Новосибирск: Изд-во ВАСХНИЛ, 1985. С. 13—15. — *Камелин Р. В., Коннов А. А., Ловелиус Н. В., Ганнибал Б. К.* Дендроиндикационные исследования в ущелье Кондара (Таджикистан) // Проблемы дендрохронологии и дендроклиматологии. Тез. докл. V Всесоюз. совещ. по вопросам дендрохронологии, 29—31 мая 1990 г. Свердловск: УрО АН СССР, 1990. С. 76—77. — *Кожевников Ю. П.* Анализ флоры Телекайской рощи и ее окрестностей (Центральная Чукотка) // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 7. С. 967—978. — *Колесников Б. П.* Чозения (*Chosenia Macrolepis* Turcz.) и ее ценозы на Дальнем Востоке // Тр. ДВО АН СССР. Сер. бот. 1937. Т. 2. С. 703—800. — *Костин С. И.* Солнечная активность и влияние ее на прирост деревьев и состояние лесных насаждений в центральной части лесостепи Русской равнины // Тр. ГГО им. А. И. Воейкова. 1961. Вып. 111. С. 108—117. — *Леонтьев Ф. С.* Северный предел распространения лиственных древесных пород на Омолонско-Чукотском Дальнем Востоке // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1948. Т. 53. Вып. 4. С. 79—82. — *Ловелиус Н. В.* Колебания прироста годичных колец хвойных на верхней границе леса в горных районах СССР: Автореф. дис. ...канд. геогр. наук. Л., 1970. 20 с. — *Ловелиус Н. В.* Снежный покров и мерзлота // Ары-Мас. Природные условия, флора и растительность самого северного в мире лесного массива. Л.: Наука, 1978. С. 21—30. — *Ловелиус Н. В.* Изменчивость прироста деревьев. Дендроиндикация природных процессов и антропогенных воздействий. Л.: Наука, 1979. 232 с. — *Ловелиус Н. В.* Дендроиндикация изменений природных условий в Субарктике и в горах Сибири // Палеогеография Средней Сибири. Межвуз. сб. науч. тр. Красноярск: Изд-во КГПИ, 1987. С. 71—92. — *Ловелиус Н. В.* Методический аспект дендроиндикации изменений природных условий МНР // Методические вопросы оценки состояния природной среды МНР. Пущино, 1990. С. 21—22. — *Ловелиус Н. В., Лайранд Н. И., Яценко-Хмелевский А. А.* Анализ естественной изменчивости прироста ели европейской в подзоне южной тайги // Экология и защита леса. Межвуз. сб. науч. тр. Л.: Изд-во ЛТА, 1990. С. 35—39. — *Ловелиус Н. В., Родин Л. Е.* Фисташка как индикатор изменчивости природных условий в Бадхызе // Фисташка в Бадхызе. Л.: Наука, 1990. С. 82—96. — *Ловелиус Н. В., Ярмишко В. Т.* Радиальный прирост сосны обыкновенной на Кольском полуострове // Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение. Л.: Наука, 1990. С. 94—105. — *Логинов В. Ф.* Характер солнечно-атмосферных связей. Л.: Гидрометеоиздат, 1973. 47 с. — *Молчанов А. А.* Изменчивость ширины годичных колец в связи с изменениями солнечной активности // Формирование годичного кольца и накопление органической массы у деревьев. М.: Наука, 1970. С. 7—49. — *Николаев В. В.* Материалы к характеристике *Chosenia arbutifolia* (Pall.) Skvorts. в Якутской АССР // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1986. № 18/3. С. 5—8. — *Норин Б. Н.* К характеристике чозениевых сообществ (*Chosenia macrolepis* Ass.) на крайнем северо-западе ареала // Бот. журн. 1958. Т. 43. № 6. С. 847—850. — *Скрябин М. П.* Леса и солнечная активность // Астрономич. сб. 1960. Вып. 3-4. С. 158—164. — *Сочава В. Б.* О пределе лесов на крайнем северо-востоке Азии // Природа. 1929. Т. 18. № 12. С. 1070—1072. — *Стариков Г. Ф., Дьяконов П. Н.* Леса полуострова Камчатки. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1952. 118 с. — *Стариков Г. Ф., Дьяконов П. Н.* Леса Чукотки. Магадан: Обл. кн. изд-во, 1955. 111 с. — *Чижевский А. Л.* Земное эхо солнечных бурь. М.: Мысль, 1973. 348 с. — *Шелудякова В. А.* Чозения в Якутской АССР // Бот. журн. 1943. Т. 28. № 1. С. 30—34. — *Юрцев Б. А., Секретарева Н. А.* Тнэквеемская чозениевая роща на севере Нижнеанадырской низменности // Эколого-ценотические и географические особенности растительности (к 100-летию В. В. Алехина). М.: Наука, 1983. С. 232—248. — *Bonner F. E.* Climatic cycles in the west; no direct relation found between sun spots, tree rings and rainfall // Civil engineering. 1935. Vol. 5. P. 343—346. — *Bray J. R.* Fore growth and glacier chronology in northwest north America in relation to solar activity // Nature. 1965. Vol. 205. N 4970. P. 440—443. — *Douglass A. A.* Climatic cycles and tree-growth. Vol. 1—3 (Vol. 1. Carnegie institution of Washington publ. N 289. 1919. 127 p.; Vol. 2. A study of the annual rings of trees in relation to climate and solar activity. 1928. 166 p.; Vol. 3. A study of cycles. 1936. 171 p.). — *Schove D. J.* The binnial oscillation tree rings and sunspots // Weather. 1969. Vol. 24. N 10. P. 390—397. — *Stuiver M.* Carbon-14 content of 18-th and 19-th century wood: variation correlated with sunspot activity // Science. 1965. Vol. 149. N 3683. P. 533—535.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 10 X 1988

УДК 581.526 © Бот. журн., 1992 г., т. 77, № 5

Т. И. Житлухина

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ АРЕАЛОВ СИНТАКСОНОВ ДЛЯ ХАРАКТЕРИСТИКИ ВЫСОТНЫХ ПОЯСОВ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЧАСТИ ЗАПАДНОГО САЯНА

T. I. ZHITLUKHINA. THE USAGE OF SYNTAXA AREAS FOR CHARACTERISTICS OF ALTITUDINAL BELTS OF VEGETATION IN THE CENTRAL PART OF THE WESTERN SAYAN

Приведен краткий обзор принципов выделения растительных поясов и типов поясности. На основе результатов классификации растительности по методу Браун-Бланке проанализирована поясная структура растительности центральной части Западного Саяна. Класс Cleistogenetea squarrosae образует степной пояс; Irido-Laricetea — пояс травяных лесов, куда входят подтаежные и субальпийские группы типов леса; Vaccinio-Piceetea — отдельный пояс, объединяющий горно-таежные и подгольцовые леса; Betuletea rotundifoliae — пояс горнотундровой растительности. Сообщества субальпийских лугов класса Betulo-Adenostyletea встречаются фрагментарно и пояса не образуют. Внутрипоясная дифференциация соответствует высотному распределению союзов и ассоциаций.

Исследуемый нами район составляет центральную часть Западного Саяна (территория Саяно-Шушенского заповедника). В него входят последовательно сменяющие друг друга с севера на юг и тянущиеся в субширотном направлении южные отроги Кантегирского хр., Осевой Саянский хр. и северные отроги Хемчикского хр. По Осевому Саянскому хр. проходит граница климатических областей, по Б. П. Алисову (1956). Кроме того, этот район является зоной контакта сибирской тайги и центральноазиатских степей. Все эти факторы обусловливают пестроту растительного покрова и быструю его смену с севера на юг. Согласно лесорастительному районированию В. Н. Смагина и др. (Типы лесов..., 1980), северная часть исследуемой территории относится к Осевому Западносаянскому лесорастительному округу Алтае-Саянской области, а его южная часть — к Хемчикско-Куртушибинскому округу Центрально-Азиатской области.

Классификация растительности была выполнена с применением методики Браун-Бланке (Арбузова, Житлухина, 1987; Житлухина, Миркин, 1987; Житлухина, Алимбекова, 1987; Житлухина, Онищенко, 1987). Необходимо кратко остановиться на характеристике основных синтаксонов.

Степи формируются сообществами класса Cleistogenetea squarrosae Mirk. et al. 1985 (центральноазиатские и островные степи Южной Сибири). Эти сообщества распространены в основном на южных склонах Хемчикского хр., где поднимаются до высоты 1700—1800 м над ур. м. В исследуемом районе класс представлен порядком Stipetalia sibiricae Arbuzova et Žitl. 1987, характеризующимся обязательным присутствием в травостое ряда видов ксеромезофитного разнотравья: *Galium verum* L., *Veronica incana* L., *Schizonepeta multifida* (L.) Briq., *Bupleurum multinerve* DC., *Allium lineare* L. В зависимости от степени увлажнения степные сообщества могут быть отнесены к двум союзам — Caraganion altaicae Arbuzova et Žitl. 1987 и Helictotricho-Iridion ruthenicae Arbuzova et Žitl. 1987.

Леса сформированы сообществами двух классов. Класс Irido-Laricetea Žitl. et Mirk. 1987 (травяные леса Южной Сибири) представлен двумя союзами. Союз Caragano arborescentis-Laricion Žitl. et Mirk. 1987 объединяет травяные лиственничники, сосняки и их производные мелколиственные леса. Он соответствует подтаежным лесам доминантной классификации, в которых наиболее обильным видом подлеска является *Caragana arborescens* Lam., а травяного яруса — *Iris ruthenica* Ker-Gawl., *Calamagrostis obtusata* Trin., *Carex macroura* Meinsh. Союз Geranio albiflori-Laricion Žitl. et Mirk. 1987 объединяет кедровые и кедрово-лиственничные леса в основном субальпийской группы типов.

Класс Vaccinio-Piceetea Br.-Bl. in Br.-Bl., Sissingh et Vlieger 39 представляет бореальные леса и включает в себя здесь два порядка. В рамках порядка

Vaccinio-Piceetalia Br.-Bl. 1939 выделены два союза — традиционный Vaccinio-Piceion Br.-Bl. 39 (в заповеднике это кедрово-елово-пихтовые мелкотравно-зеленомошные леса) и Cruciato krylovii-Maianthemion Žitl. et Alimbekova 1987 — сообщества, переходные к черневым лесам Алтая и Саян.

Типологически наиболее разнообразен порядок Vaccinio-Pinetalia sibiricae Žitl. et Alimbekova 1987. Здесь выделены союзы: Rhododendro daurici-Laricion sibiricae Žitl. et Alimbekova 1987, объединяющий лиственничники и кедровники горно-таежной группы; Polytricho-Pinion sibiricae Žitl. et Alimbekova 1987, представляющий сообщества кедровников подгольцовой группы типов леса северных склонов; Geranio-Pinion sibiricae Žitl. et Alimbekova 1987, соответствующий подгольцовым кедровникам южных склонов, где в травяно-моховом покрове при наличии субальпийских видов доминируют *Carex iljinii* V. Krecz., *Hylocomium splendens* (Hedw.) BSG; наконец, союз Bergenio-Pinion sibiricae Žitl. et Alimbekova 1987 — это бадановые леса, формирующиеся на крупнокаменистом элювии склонов.

Высокогорные сообщества представлены двумя классами. Класс Betuletea rotundifoliae Mirkin et al. 1986 — это тундры Алтае-Саянской горной страны. В рамках этого класса выделены два союза. Dryadion oxyodontae Žitl. et Oniščenko 1987 объединяет дриадовые и лишайниковые тундры и фрагменты альпийских лугов, формирующихся на южных склонах и дренированных выположенных поверхностях. Позднее союз был включен в европейский класс Carici rupestris-Kobresietea bellardii Ohba 1974 — горные тундры, альпийские ковры и луга (Миркин и др., 1989). Другой союз — Empetro-Betulion rotundifoliae Žitl. et Oniščenko 1987 — объединяет ерниковые и мохово-кустарничковые тундры преимущественно северных склонов.

Класс Betulo-Adenostyletea Br.-Bl. 1948 (субальпийское и альпийское высокотравье) в Западном Саяне был описан как класс Aconito-Geranietea albiflori Žitl. et Oniščenko 1987 (находящийся здесь на границе своего ареала), сообщества которого встречаются вдоль верховий ручьев и фрагментами у верхней границы леса. Представлен преимущественно союзом Aconito-Geranion albiflori Žitl. et Oniščenko 1987. Другой союз — Rhaponticion carthamoidis Žitl. 1988 — наиболее типичен для гор Алтая.

Фитосоциологические типы характеризуются четкой экологической и географической приуроченностью (рис. 1), т. е. определенными ареалами. На этом основании была сделана попытка проанализировать структуру высотной поясности. Этот вопрос, как известно, имеет два основных момента: а) выделение горизонтальных «слоев» растительности — поясов, подпоясов, полос, в которых климатический фон можно считать условно однородным; б) выделение горных секторов, где спектр высотных поясов можно обобщить определенным типом поясности.

При обзоре литературы по этим двум вопросам выявлено множество разных точек зрения. Вопрос о содержании понятия растительного пояса и различные подходы к выделению растительных поясов рассмотрены, к примеру, в работах К. В. Станюковича (1973) и Г. Н. Огуреевой (1980а). Перечислены такие принципы поясного расчленения, как ландшафтно-геоморфологический, климатический, флористический, физиономический, а также поясного расчленения по ландшафтно-хозяйственному потенциалу и т. д. По любому разделительному принципу вертикальная дифференциация, как правило, прослеживается довольно четко. При этом названия поясов часто зависят от принципа разделения.

Представления о поясах как крупных категориях, различающихся на уровне типов растительности, существуют у В. Б. Сочавы (1957), Г. Н. Огуреевой (1980а, 1983), И. А. Банниковой и О. И. Худякова (1976), З. В. Карамышевой и Д. Банзрагч (1976а, 1977), Л. Н. Тюлиной (1976) и др. Соответственно подпояса в работах этих авторов различаются по группам либо классам формаций. Еще более мелкий ранг имеют высотные полосы.

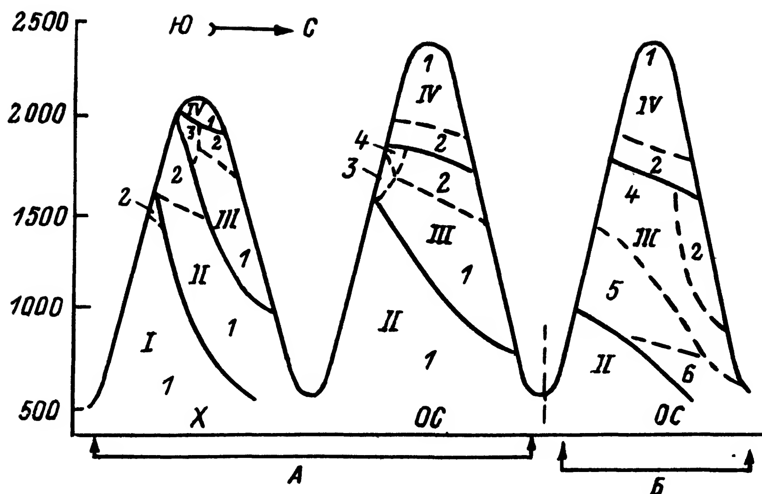


Рис. 1. Высотно-экспозиционные диапазоны распространения высших синтаксонов (классов и союзов) в центральной части Западного Саяна.

А — южный макросклон, *Б* — северный макросклон. Хребты: *Х* — Хемчикский, *ОС* — Осевой Саянский. *I* — класс Cleistogenetea squarrosae; союзы: *1* — Caraganion altaicae, *2* — Helictotricho-Iridion ruthenicae. *II* — класс Irido-Laricetea; союзы: *1* — Caragano arborescentis-Laricion, *2* — Geranio albiflori-Laricion. *III* — класс Vaccinio-Piceetea. Порядок Vaccinio-Pinetalia; союзы: *1* — Rhododendro daurici-Laricion, *2* — Polytricho-Pinion sibiricae, *3* — Geranio-Pinion sibiricae, *4* — Bergenio-Pinion sibiricae. Порядок Vaccinio-Piceetalia; союзы: *5* — Vaccinio-Piceion; *6* — Cruciato krylovii-Maianthemion. *IV* — класс Betuletea rotundifoliae; союзы: *1* — Dryadion oxyodontae, Empetro-Betulion rotundifoliae, *2* — фрагментарно встречающиеся сообщества класса Betulo-Adenostyletea. На оси ординат — высота над уровнем моря, м.

В большинстве зарубежных работ, многие из которых перечислены в капитальном труде Г. Вальтера (1968, 1974, 1975), под поясом понимается совокупность растительных сообществ, положение которых на данной высоте обусловлено климатическим фоном. Эта трактовка, пожалуй, самая универсальная и предполагает любую заметную вертикальную дифференциацию, что в конечном итоге наиболее удобно для применения. Сходному представлению о растительном поясе соответствует определение О. С. Гребенщикова (1957): биоклиматический участок рельефа, представленного в горах обычно широкой более или менее горизонтально расположенной полосой, растительность которой состоит из одного или нескольких зональных (в высотном смысле) растительных сообществ.

Наиболее дробную поясную структуру приводят И. А. Коротков (1978), Смагин (1980), Д. И. Назимова (1980). Основой для выделения поясов здесь служат классы высотно-поясных комплексов (ВПК) — объединения типов леса в системе экогенетических рядов (Смагин, 1980). Так, Коротков (1978) в горных лесах МНР различает лесостепной, подтаежный, горно-таежный, псевдотаежный, сухомшистый, подгольцово- и субальпийско-таежный пояса. Эти подразделения хорошо различаются экологически.

Аналогично различным принципам выделения поясов существуют разные мнения и относительно классификации поясных структур. В частности, наиболее крупную размерность типа поясности приводят А. А. Юнатов (1948, 1950), Е. М. Лавренко (1964), О. С. Гребенщиков (1957). В работах К. В. Станюковича (Станюкович, 1955, 1973; Станюкович, Станюкович, 1973) типами поясности характеризуются горные провинции, которые по своим масштабам близки к географическим областям О. С. Гребенщикова. В работах Огуреевой (1980а, 1983), Назимовой (1969), Карамышевой, Банзрагча (1976а, б, 1977) типы поясности также характеризуют провинции, но представляющие собой отдельные секторы внутри горных стран. Надо отметить, что соотношение «тип—провинция» в этом последнем значении применяется сейчас наиболее часто. Более мелким

региональным единицам — округам и районам — соответствуют подтипы и варианты поясности.

По-разному строится также иерархическая структура типов поясности. Так, в ряды поясности объединяются либо зональные (Лавренко, 1964), либо меридиональные (Еленевский, 1938) поясные структуры. Станюкович (1973) строит параллельно схему зональных и меридиональных рядов типов поясности. Е. А. Волкова и Е. И. Рачковская (1977) предложили следующее иерархическое соподчинение поясных структур: класс типов поясности, группа типов поясности, тип поясности, подтип и географические варианты. Так, согласно этой схеме, Огуреева (1980а) растительность поясных спектров гор Южной Сибири относит к нескольким типам южносибирской группы бореального класса поясности, в частности в пределах Алтае-Саянской горной страны различает две группы типов поясности — алтайско-саянскую и саянско-тувинскую (Огуреева, 1983). Территория Западного Саяна относится к первой группе с альпийско-тундрово-таежным и альпийско-тундрово-таежно-лесостепным типами поясности.

В своей работе мы следовали схеме типов поясности, предложенной Смагиным (1980), согласно которой для северной части исследуемой территории характерен влажный тип поясности суббореального класса (по названию провинции — северный алтае-саянский), а для южной — субаридного класса (алтайско-тувинско-хангайский). На исследуемой территории представлены также и пограничные варианты типов поясности. Так, в Осевом Западносаянском округе, к которому относится северная часть исследуемой территории, из-за общей приподнятости рельефа часть поясов, свойственных Северной Алтае-Саянской провинции, выклинивается, а из-за усиления континентальности изменяется их типологический состав (Назимова, 1980). Хемчикско-Куртушибинский округ, куда входит южная часть территории, отличается от остальных округов Алтае-Тувинско-Хангайской провинции тем, что в характере ландшафтов и в структуре поясности есть черты перехода к Алтае-Саянской провинции с ее сравнительно мягким, хотя и континентальным климатом (Ильинская, 1980), поэтому здесь отсутствуют, например, полупустынный и тундрово-степной пояса.

Для более конкретной характеристики поясной структуры проанализируем ареалы синтаксонов. Степной пояс составляют сообщества класса Cleistogenetea squarrosae. Высотная дифференциация пояса обусловлена распространением союзов Caraganion altaicae (500—1500 м над ур. м.) и Helictotricho-Iridion rithenicae (от 1500 м над ур. м. до нижней границы леса). Экологически это разделение сухих с преобладанием ксерофитов и мезоксерофитов (*Caragana altaica* (Kom.) Pojark., *Artemisia frigida* Willd., *Carex pediformis* C. A. Mey., *Orostachys spinosa* (L.) C. A. Mey. и др.) и более мезофитных (с *Artemisia tanacetifolia* L., *Trifolium lupinaster* L., *Aconitum barbatum* Pers., *Phlomis tuberosa* L. и др.) типов степных сообществ.

Пояс травяных лесов, или подтаежный пояс, образуют сообщества класса Irido-Laricetea. Согласно Смагину (1980) и другим авторам (Типы лесов..., 1980), травяные леса формируют три пояса, поскольку делятся на подтаежные, перистепные и лесостепные. Но эти различия отражают не столько высотную дифференциацию, сколько изменение географического положения, когда при движении на юг происходит возрастание сухости и континентальности климата.

Внутрипоясная дифференциация наиболее четко прослеживается в южной части исследуемой территории, т. е. на Хемчикском хр. Это связано с тем, что по мере движения к южной границе заповедника леса с развитым травяным покровом занимают все больший диапазон высот, пока наконец не выходят непосредственно на контакт с высокогорьями. Внутрипоясная дифференциация отражена высотными диапазонами распространения союзов и ассоциаций. Союз Caragano arborescentis-Laricion занимает нижние участки склонов до высоты 1500 м. Выше формируются сообщества союза Geranio albiflori-Laricion. Этот союз в свою очередь дифференцируется двумя ассоциациями — Geranio albiflori-

Laricetum Žitl. et Mirk. 1987 (лиственничники, относимые еще к подтаежным лесам и ограниченные высотным пределом 1800 м над ур. м.) и Dracocephalo altaiensis-Laricetum Žitl. et Mirk. 1987 (это кедровники, относимые уже к субальпийской группе типов леса). В типологии Смагина (1980) и других авторов (Типы лесов..., 1980) эти две ассоциации принадлежат к разным лесорастительным поясам.

На южном скате Осевого Саянского хр., расположенного севернее более увлажненного и примыкающего к циклонической провинции северного макросклона, широкое развитие получила лишь ассоциация Cruciato krylovii-Rhododendretum daurici Žitl. et Mirk. 1987 — лиственничные и лиственнично-березовые хорошо увлажненные леса союза Caragano arborescentis-Laricion.

Таким образом, при движении на север происходит редукция пояса травяных лесов класса Irido-Laricetea как по синтаксономическому разнообразию, так и по высотно-экспозиционному диапазону. Если на Хемчикском хр. наблюдается высокое синтаксономическое разнообразие и сообщества Irido-Laricetea встречаются как на северных, так и на южных склонах, достигая в последнем случае верхней границы леса, то на Осевом Саянском хр. этот пояс формируется лишь на нижних участках южных склонов до высоты 1000 м и фактически представлен лишь одной ассоциацией. Изменение видового состава древостоя при этом происходит следующим образом: на Хемчикском хр. до высоты 1500 м развита исключительно лиственница, выше — кедр и лиственница; на южном скате Саянского хр. — лиственница и береза, на северном — береза и осина (рис. 2).

Пояс бореальных лесов — самый сложный по структуре и наиболее распространенный на территории заповедника пояс, образованный преимущественно сообществами класса Vaccinio-Piceetea. В этом поясе наблюдается обратная редукция. Если на северном скате он имеет почти абсолютное распространение, то на юге заповедника, т. е. на Хемчикском хр., занимает лишь северные склоны — от высот 900—1000 м до верхней границы леса. В изменении видового состава происходит следующее: на северном макросклоне растут кедровники и смешанные темнохвойные леса с преобладанием пихты, а к югу от осевой линии Саянского хр. — кедровники и лиственничники (рис. 2).

Внутрипоясная дифференциация также соответствует вертикальному распространению союзов и ассоциаций. Союз Rhododendro daurici-Laricion, наиболее характерный для южного макросклона (до высоты 1500—1600 м), образует горно-таежный подпояс, а Polytricho-Pinion sibiricae — подгольцово-таежный. При этом леса таежной группы представлены здесь в основном лиственничниками, а подгольцовые — кедровниками (рис. 2).

На северном скате Саянского хр., где леса этого класса имеют почти абсолютное распространение, внутрипоясная дифференциация более сложная. Самые нижние участки на теневых склонах (до высоты 650—700 м) занимают сообщества союза Cruciato krylovii-Maianthemion. Выше, постепенно переходя на солярные склоны (до высоты 1300—1400 м), формируются сообщества союза Vaccinio-Piceion. Еще выше происходит их смена на бадановые пихтово-кедровые леса (союз Bergenio-Pinion sibiricae), хотя по крутым каменистым склонам эти сообщества могут спускаться до самого основания гор. При этом бадан, являясь сильным эдификатором, подавляет развитие других видов травяно-кустарничкового яруса, и физиономически высотные различия проявляются лишь в смене доминантов древостоя: до высоты 1200 м доминирует пихта, а выше — кедр (рис. 2).

Высокогорный пояс образуют сообщества классов Betuletea rotundifoliae и Betulo-Adenostyletea. Внутрипоясная высотная дифференциация проявляется в том, что ассоциация Vaccinio myrtillis-Betuletum rotundifoliae Žitl. et Oniščenko 1987 (заросли *Betula rotundifolia* на южных склонах водосборного характера) союза Empetro-Betulion rotundifoliae ограничивает свое распространение диапазоном высот 1800—2000 м над ур. м. и в этих высотных пределах, куда частично

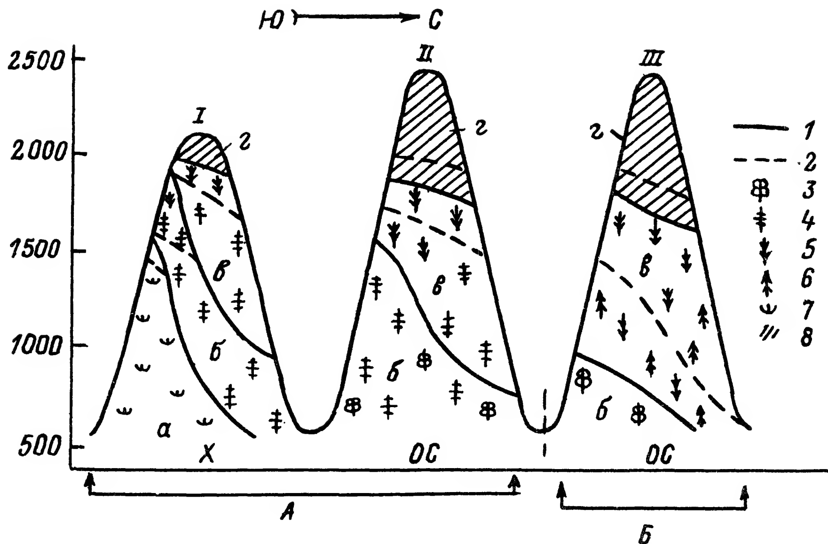


Рис. 2. Структура высотной поясности растительного покрова центральной части Западного Саяна.

А — северный макросклон, *Б* — южный макросклон. Хребты: *Х* — Хемчикский, *ОС* — Осевой Саянский. *I* — вариант типа поясности субаридного класса; *II* — вариант умеренно-влажного типа поясности суббореального класса; *III* — вариант влажного типа поясности суббореального класса. Пояса растительности: *а* — степной, *б* — ксеротермных травяных лесов, *в* — бореальной тайги, *г* — высокогорной растительности. *1* — граница поясов, *2* — основные границы внутрипоясной структуры, *3* — лиственные леса (береза, осина), *4* — лиственничные леса, *5* — кедровники, *6* — елово-пихтовые леса, *7* — степная растительность, *8* — растительность высокогорий. На оси ординат — высота над уровнем моря, м.

попадают и сообщества союза Dryadion oxyodontae, часто выделяется в качестве нижнего альпийского пояса. В других случаях полосу развития *Betula rotundifolia* даже относят к субальпийскому поясу, или поясу субальпийских кустарников (Огуреева, 1980б). Это связано с классическим представлением о смене поясов: лесной, субальпийский, альпийский. Но в горах Южной Сибири такое соотношение прослеживается далеко не всегда. В частности, в центральной части Западного Саяна смена лесов тундровой растительностью происходит очень резко, что было в свое время отмечено еще В. В. Ревердатто (1946) и Еленевским (1938).

Что касается субальпийских высокотравных лугов, с которыми прежде всего связано представление о субальпийском поясе, то они спонтанно развиты в основном в западных районах Алтае-Саянской горной страны, где климат более гумидный. Кроме того, во многих случаях этот пояс носит антропогенный характер. Например, расширение его высотных границ в Альпах связано со скотоводством. В Саянах леса в горных районах сохранились как охотничьи угодья, поэтому верхняя граница их не была исторически нарушена. Наличие небольших фрагментов высокотравных сообществ у верхней границы леса или в долинах верховий ручьев еще не служит основанием для выделения их в особый пояс. Тем не менее сообщества данного типа представляют собой специальный класс в системе Браун-Бланке (Betulo-Adenostyletea) и потенциально способны сформировать особый пояс при условии уничтожения леса на соответствующих высотах. Доказательством этого служат субальпийские сообщества, формирующиеся по южным склонам на местах выгоревших кедровников.

Таким образом, высотно-экспозиционные диапазоны распространения фитосоциологических единиц отражают картину вертикальной дифференциации растительности, и использование этого факта для анализа поясов, на наш взгляд, достаточно перспективно. При этом иерархическую структуру синтаксонов можно

коррелировать и с иерархической структурой высотно-поясного расчленения: например, высотные ареалы классов отражают в целом поясную структуру, а высотные пределы союзов и ассоциаций — внутрипоясные различия.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алисов Б. П. Климат СССР. М.: Изд-во МГУ, 1956. 127 с. — *Арбузова Т. Л., Житлухина Т. И.* Синтаксономия растительности Саяно-Шушенского заповедника. IV. Класс Cleistogenetea squarrosae Mirk. et al. 1985. Порядок Stipetalia sibiricae ord. nova. Союзы Caraganion altaicae al. nova, Helictotricho-Iridion ruthenicae al. nova, Caraganion arborescentis al. nova. Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1987. № 8145-В87. 31 с. — *Банникова И. А., Худяков О. И.* Почвенно-растительные подпояса лесного пояса юго-восточного Хангая // Структура и динамика основных экосистем МНР. Л.: Наука, 1976. С. 72—98. (Тр. совместной Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции. Т. II). — *Вальтер Г.* Растительность земного шара. М.: Прогресс, 1968. Т. 1. 547 с.; 1974. Т. 2. 422 с.; 1975. Т. 3. 427 с. — *Волкова Е. А., Рачковская Е. И.* Поясность растительного покрова Гобийской части МНР // Матер. V Всесоюз. совещ. по классификации растительности. Тез. докл. Новосибирск: Наука, 1977. С. 12—15. — *Гребенщиков О. С.* Вертикальная поясность растительности в горах восточной части Западной Европы // Биол. журн. 1957. Т. 42. № 6. С. 834—854. — *Еленевский Р. А.* Динамика ландшафтных смен от Алтая к Тянь-Шаню // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1938. Т. 47. Вып. 3. С. 233—244. — *Житлухина Т. И., Алимбекова Л. М.* Синтаксономия растительности Саяно-Шушенского заповедника. II. Класс Vaccinio-Piceetea Br.-Bl. in Br.-Bl., Sissingh et Vlieger 1939. Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1987. № 3358-В87. 64 с. — *Житлухина Т. И., Миркин Б. М.* Физико-географические условия и синтаксономия растительности Саяно-Шушенского заповедника. I. Класс Irido-Laricetea kl. nova. Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1987. № 3357-В87. 41 с. — *Житлухина Т. И., Онищенко Л. И.* Синтаксономия растительности Саяно-Шушенского заповедника. III. Классы Betuletea rotundifoliae Mirk. et al. 1983 и Aconito-Geranietea albiflori kl. nova. Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1987. № 3359-В87. 40 с. — *Ильинская С. А.* Центральноазиатская котловинно-горная лесорастительная область // Типы лесов гор Южной Сибири. Новосибирск: Наука, 1980. С. 278—326. — *Карамышева З. В., Банзрагч Д.* Некоторые ботанико-географические закономерности центральной и западной частей Хангая (МНР) // Бот. журн. 1976а. Т. 61. № 5. С. 593—605. — *Карамышева З. В., Банзрагч Д.* Растительность хр. Хан-Хухийн-Ула в южной части Убсунурской впадины // Структура и динамика основных экосистем МНР. Л.: Наука, 1976б. С. 99—124. (Тр. совместной Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции. Т. III). — *Карамышева З. В., Банзрагч Д.* О некоторых ботанико-географических закономерностях Хангая в связи с его районированием // Растительный и животный мир Монголии. Л.: Наука, 1977. С. 7—26. (Тр. совместной Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции. Т. VII). — *Коротков И. А.* Закономерности распределения лесов в Монгольской Народной Республике // Леса Монгольской Народной Республики. М.: Наука, 1978. С. 36—46. (Тр. совместной Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции. Т. XI). — *Лавренко Е. М.* Степи СССР // Растительность СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. Т. 2. С. 1—207. — *Лавренко Е. М.* Типы вертикальной поясности растительности в горах СССР // Современные проблемы географии. М.: Наука, 1964. С. 189—195. — *Миркин Б. М., Соломещ А. И., Ишбирдин А. Р., Алимбекова Л. М.* Список и диагностические критерии высших единиц эколого-флористической классификации растительности СССР. М.: ИЭМЭЖ, 1989. 46 с. — *Назимова Д. И.* Принципы лесорастительного районирования горных территорий (на примере Западного Саяна) // Типы лесов Сибири. Красноярск: Изд-во ИЛиД, 1969. Вып. 2. С. 101—121. — *Назимова Д. И.* Алтае-Саянская горная лесорастительная область // Типы лесов гор Южной Сибири. Новосибирск: Наука, 1980. С. 26—147. — *Огуреева Г. Н.* Принципы геоботанического картографирования и районирования горных стран // Итоги науки и техники. Биогеография. Т. 3. М.: ВИНИТИ, 1980а. С. 132—164. — *Огуреева Г. Н.* Ботаническая география Алтая. М.: Наука, 1980б. 187 с. — *Огуреева Г. Н.* Структуры высотной поясности растительности гор Южной Сибири // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 88. Вып. 1. С. 66—77. — *Ревердатто В. В.* Очерк растительности Западного Саяна // Изв. Зап.-Сиб. филиала АН СССР. Сер. биол. 1946. Т. 1. Вып. 1. С. 5—26. — *Смагин В. Н.* Принципы и схема лесорастительного районирования горных территорий Южной Сибири // Типы лесов гор Южной Сибири. Новосибирск: Наука, 1980. С. 5—25. — *Сочава В. Б.* Пути построения единой системы растительного покрова // Тез. докл. Делегатск. съезда ВБО. Л.: Изд-во АН СССР, 1957. С. 40—49. — *Станюкович К. В.* Основные типы поясности в горах СССР // Изв. ВГО. 1955. Т. 87. Вып. 3. С. 232—243. — *Станюкович К. В.* Растительность гор СССР. Душанбе: Дониш, 1973. 412 с. — *Станюкович К. В., Станюкович М. Б.* Основные принципы выделения типов поясности растительного покрова в горах

СССР // Изв. ВГО. 1972. Т. 104. Вып. 3. С. 174—182. — *Типы* лесов гор Южной Сибири. Новосибирск: Наука, 1980. 333 с. — *Тюлина Л. Н.* Влажный прибайкальский тип поясности растительности. Новосибирск: Наука, 1976. 315 с. — *Юнатов А. А.* О зонально-поясном расчленении растительного покрова Монгольской Народной Республики // Изв. ВГО. 1948. Т. 80. № 4. С. 346—360. — *Юнатов А. А.* Основные черты растительного покрова Монгольской Народной Республики. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 222 с. (Тр. Монгольской комиссии АН СССР. Вып. 39).

Центрально-сибирский государственный биосферный заповедник
пос. Бор

Получено 19 III 1991

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (470.46)

Г. Е. Сафонов

ДОПОЛНЕНИЕ К ФЛОРЕ АСТРАХАНСКОЙ ОБЛАСТИ

G. E. SAFONOV. AN ADDITION TO THE FLORA OF THE ASTRAKHAN REGION

Приводятся сведения о некоторых новых видах для флоры Астраханской обл.

На протяжении 15 лет (1969—1983 гг.) мы проводили исследования флоры Астраханской обл. В настоящей статье приводятся находки видов, ранее не известных для Астраханской обл.

Ambrosia artemisiifolia L. Злостный североамериканский сорняк, завезенный к нам в начале века. Отдельные экземпляры обнаружены нами на газоне сквера им. Октябрьской революции г. Астрахани; на обочине тропинки, идущей от Наримановского аэродрома к дачным участкам; у обочины дороги, ведущей из г. Камызяка в с. Иванчуг. Наши наблюдения показали, что экологические условия астраханских полупустынь не создают благоприятных возможностей для вегетации сорняка, поэтому здесь амброзия полыннолистная не образует сплошных зарослей.

Astragalus transcaspicus Freyn. Вид распространен в Арало-Каспийской части Средней Азии, на западе Кара-Кумов и в горной Туркмении (Борисова и др., 1946). Вид собирался нами неоднократно на юго-западной окраине Волго-Уральских песков, заходящих на территорию Астраханской обл. Постоянные заросли этого вида зафиксированы в 2—5 км к югу от с. Малый Арал на бугристых слегка заросших песках.

Bryonia alba L. Растение распространено в средней и южной Европе, на Кавказе, в Иране, но для Нижней Волги не приводилось (Федченко, 1936). Нами оно найдено в 2 км к северо-востоку от пос. Свободный в искусственно посаженном лесу на левом берегу р. Кривая Болда.

Cyclachaena xanthiifolia (Nutt.) Fresen. Североамериканское растение со второй половины прошлого века распространилось как сорняк, растущий на полотнах ж.-д. путей, во многих районах Старого Света. В 1972 г. несколько экземпляров обнаружено нами в 0.5 км к северу от с. Кучергановка вдоль дороги на Астрахань. В 1980 г. довольно крупная заросль зафиксирована на северной окраине Астрахани вдоль ж.-д. полотна, а в 1982 г. вид собирали на западной окраине с. Енотаевка и в ряде других мест. В связи с жесткими экологическими условиями этого региона массового распространения сорняк не получил.

Galinsoga parviflora Cav. Южноамериканский сорняк, завезенный в Западную Европу, откуда начал активно распространяться на восток. В Астрахань он попал, видимо, водным путем, так как впервые мы встретили его в 1973 г. в Северо-Прибрежном районе на газоне бульвара Победы близ речной пристани. Спустя 10 лет растение распространилось по многим местам как газонный сорняк, в полевых агрофитоценозах пока не встречается.

Glycyrrhiza korshinskyi Grig. Растение распространено в Заволжье, на юге Западной Сибири и севере Средней Азии (Васильева, 1987). По территории

Астраханской обл. проходит западная граница его ареала. Нами оно зафиксировано: 1) в окр. оз. Баскунчак в 3 км к юго-западу от горы Большое Богдо на днище степной западины и по склонам Верблюжей балки в этом же районе в 1973 г.; 2) в 2 км к западу от с. Селитренное по северным склонам уплощенного бугра.

Sclerochloa dura (L.) Beauv. Средиземноморский эфемерный злак, занесенный на Нижнюю Волгу, по наблюдениям автора, около 10 лет тому назад. Н. Н. Цвелев (1976) приводил его для юга Верхне-Днепровского, Волжско-Донского, Нижне-Донского районов и Крыма. Найден в окр. Астрахани: 1) в парке речного вокзала в 200 м к юго-западу от Лебединого озера (растет под деревьями в виде нескольких куртинок); 2) в Покровской роще на восточной окраине Астрахани (образует одну куртину площадью около 10 м^2).

Tragus racemosus (L.) All. В европейской части СССР произрастает на Среднем Днепре, в Молдове, Причерноморье, на Нижнем Дону и в Крыму (Цвелев, 1976). Растение собиралось нами всего лишь один раз на Астраханских песках в 5 км к западу от пос. Рассвет в неглубокой западине среди уплотненных песков.

Turgenia latifolia (L.) Hoffm. Лесостепной евразиатский вид, широко распространившийся в последнее время по югу Нижней Волги. Нами зафиксирован в ряде мест области как сорняк овощных и бахчевых культур. Основные места сбора: 1) в 3 км к югу от с. Ушаковка на водогонах и в посадках помидоров; 2) в 1.5 км к западу от с. Вязовка на бахче; 3) в 1 км к северу от ст. Кутумная (окр. Астрахани) у обочины проселочной дороги.

Приведенные в списке растения, такие как *Glycyrrhiza korshinskyi, Bryonia alba,* относятся к числу редких и подлежат охране на территории Астраханской обл.

Гербарные образцы найденных видов хранятся на кафедре ботаники Астраханского государственного педагогического института им. С. М. Кирова. Дубликаты отосланы в гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE).

Латинские названия растений приводятся по С. К. Черепанову (1981).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Борисова А. Г., Васильченко И. Т., Гончаров Н. Ф., Горшкова С. Г., Попов М. Г. *Astragalus* L. — Астрагал // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. Т. 12. С. 1—918. — *Васильева Л. И.* Солодка — *Glycyrrhiza* L. // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1987. Т. 6. С. 84—86. — *Федченко Б. А. Bryonia* L. — Переступень // Флора Юго-Востока европейской части СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936. Вып. 6. С. 282. — *Цвелев Н. Н.* Жесткоколосница — *Sclerochloa* Breauv. // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1974. Т. 1. С. 218—232. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с.

Курский государственный
педагогический институт

Получено 2 IV 1990

УДК 581.9 (571.1/.5) © Бот. журн., 1992 г., т. 77, № 5

П. А. Волобаев

ДОПОЛНЕНИЯ К ФЛОРЕ ГИДРОФИЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ СИБИРИ

P. A. VOLOBAYEV. AN ADDITION TO THE FLORA OF HYDROPHILOUS PLANTS OF SIBIRIA

Сообщаются новые местонахождения 16 видов редких и малоизвестных в Сибири высших гидрофильных растений. Показаны особенности распространения этих растений по югу региона. Рассмотрено значение находок для раскрытия картины формирования гидрофильной флоры Кузнецкого нагорья.

Познание структуры и выявление закономерностей формирования гидрофильной флоры, решение вопросов охраны редких видов и сообществ водных макрофитов невозможны в полной мере без проведения тщательной инвентаризации флоры гидрофильных растений Сибири. Особое внимание следует уделить анализу информации, приводимой в начальных томах «Флоры Сибири» (1987—1990) на основе обобщения фактического материала из крупнейших гербарных фондов СССР. Сведения, приводимые на страницах «Флоры», уже в настоящее время позволяют подвести некоторые итоги относительно закономерностей распространения отдельных таксонов и формирования гидрофильной флоры региона. Вместе с тем необходима определенная осторожность в оценке степени редкости многих растений, поскольку указываемые местонахождения того или иного растения часто основаны на старом гербарном материале. Последнее тем более справедливо, так как большинство районов Сибири гидроботанически слабо изучено. Очевидна актуальность ревизии современного состояния популяций ряда таксонов высших водных растений, относимых к рангу редких для региона. Сочетание полевой ревизии с выполнением направленных гидроботанических изысканий способствует уточнению и получению интересных данных, имеющих как научное, так и практическое применение.

Сведения, указываемые в настоящем сообщении, были получены по результатам флористического изучения гидрографической сети Кузнецкого нагорья — горной системы на юго-востоке Западной Сибири. В 1987—1990 гг. исследованы основные водотоки Кузнецкого Алатау, а также частично Кузнецкой и Минусинской котловин, относимые к междуречью рек Томь и Чулым. Помимо этого нашими исследованиями охвачен обширный спектр разнообразных водоемов этого района — от каровых и моренно-подпрудных озер высокогорных поясов Кузнецкого Алатау до предгорных материковых озер и водохранилищ. Собрана коллекция водных макрофитов (более 3000 листов гербарного материала), при обработке которой были обнаружены местонахождения ряда видов, редких не только для изучаемого района, но и для Сибири в целом. Проведена ревизия современного состояния указываемых в литературе отдельных местонахождений крайне редких для региона таксонов (преимущественно по югу Красноярского края). Некоторая информация получена при просмотре гербарных коллекций Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (NS) и Кемеровского государственного университета (KEM), что также позволило выявить новые местонахождения редких и малоизвестных растений.

Названия растений приведены согласно сводке С. К. Черепанова (1981) и уточнены в соответствии с последними по времени монографическими обработками для родов *Sparganium* L., *Lemna* L. (Cook, 1985; Cook, Nicholls, 1986, 1987; Landolt, 1986). Виды в списке расположены по системе Энглера. Место хранения цитируемых образцов показывает индекс гербария. Отсутствие индекса и фамилии коллектора означает, что данные образцы собраны автором и хранятся в гербарии Кемеровского университета. С учетом редкости рассматриваемых растений данные о точках сбора видов приведены в полной форме по содержанию этикеток на гербарном материале. Сведения о местонахождениях сгруппированы

по орографическим и административно-территориальным районам для каждого таксона.

1. *Sparganium hyperboreum* Laest. ex Beurl. Западный макросклон Кузнецкого Алатау: Кемеровская обл., Новокузнецкий р-н, верховья р. Средняя Терсь, 750 м над ур. моря, илистое озерко, 2 км ниже устья ручья Встречный, 10 VII 1988. Восточный макросклон Кузнецкого Алатау: Кемеровская обл., Тисульский р-н, верховья р. Кия, мелководная протока в устье ручья, текущего с восточного склона горы Чемодан, 11 VII 1988; Красноярский край, Хакасская АО, Орджоникидзевский р-н, русло р. Чёрный Июс в устье ручья Демидовка, 880 м над ур. м., мелководный заиленный затон, 20 VII 1990; Усть-Абаканский р-н, долина р. Кара-Таш, 1050 м над ур. м., лесное озеро на террасе правого берега в районе устья р. Улуг-Чул, 24 VIII 1990; долина р. Большой Хунул-Хузух, 1100 м над ур. м., озеро на заболоченной пойме, 23 VIII 1990; верховья р. Кара-Таш, 1200 м над ур. м., старица на заболоченной пойме, 18 VIII 1990; верховья р. Кара-Таш, 1170 м над ур. м., затон, 0.5 км ниже устья р. Малый Хунул-Хузух, илисто-каменистая отмель, 19 VIII 1990.

Бореальный вид. Тяготеет к обитанию в северных широтах, довольно широко представлен в горных районах южной Сибири (Малышев, 1968; Тимохина, 1988а). Ранее был отмечен для восточного макросклона Кузнецкого Алатау без указания конкретных местонахождений (Малышев, 1968). Нами уже приводилась одна точка сбора *S. hyperboreum* из Хакасии (Красноборов и др., 1988). Местонахождения данного вида для Кемеровской обл. сообщаются впервые. Цитируемые выше точки сбора *S. hyperboreum* позволяют очертить его ареал в Кузнецком Алатау и свидетельствуют о широком распространении вида в подгольцовом и верхней части лесного поясов района исследования. Последнее довольно ценно для подтверждения существования связей флоры высокогорий Кузнецкого Алатау с флорами перигляциальной зоны при последнем оледенении на территории Сибири и обоснования гипотезы о роли Кузнецкого Алатау как «моста» (Седельников, 1979) в постплиоценовых миграционных процессах при формировании гидрофильной флоры Кузнецкого нагорья.

2. *S. rothertii* Tzvel. Западный макросклон Кузнецкого Алатау: Кемеровская обл., Крапивинский р-н, русло р. Тайдон перед впадением в р. Томь, заводь с илистым дном, 26 VII 1988; Новокузнецкий р-н, долина р.Бельсу, озеро-старица, 3 км выше впадения Бельсу в Томь, на илистой отмели, 8 VIII 1989.

Сравнительно недавно обнаруженный вид преимущественно восточно-азиатского распространения (Цвелев, 1984). Locus classicus — Дальний Восток России, бассейн р. Зея. При первоописании автором отмечалось, что вид широко представлен на Дальнем Востоке СССР, в Северо-Восточном Китае и Японии, а также в Забайкалье, где ранее ошибочно (Бусик, 1979) принимался за узколистную форму *S. emersum* Rehm. Позднее, по данным С. А. Тимохиной (1988а), местонахождения *S. rothertii* были зарегистрированы и в Средней Сибири (Красноярский край, Тува). Сообщаемые две точки сбора расположены на крайнем западном пределе распространения вида и приводятся впервые для Западной Сибири. Примечательно, что известные здесь местонахождения *S. rothertii* локализованы главным образом по южной полосе Сибири.

3. *S. stoloniferum* (Graebn.) Buch.-Ham. ex Juz. (*S. erectum* subsp. *stoloniferum* (Ham. ex Graebn.) Cook et Nicholls). Предгорья восточного макросклона Кузнецкого Алатау: Кемеровская обл., Тисульский р-н, окр. дер. Берчикуль, заболоченный спуск к оз. Большой Берчикуль, глинистая отмель в русле ручья, 23 VIII 1990, А. Марикода.

S. stoloniferum — вид преимущественно азиатского распространения, отмечаемый для Южной, Передней, Центральной, Средней, Восточной Азии (Юзепчук, 1934; Маценко, 1971; Тимохина, 1988а). В последнее время популяции с признаками *S. stoloniferum* зарегистрированы также вдоль тихоокеанского побережья Северной Америки — от Калифорнии на юге до Британской Колумбии на севере

(Cook, Nicholls, 1987). Сибирские местонахождения данного вида сосредоточены в южной части Восточной Сибири, основные пункты сбора сконцентрированы в районах Прибайкалья и Забайкалья (Тимохина, 1988а). Сведения о произрастании вида в Западной Сибири (Юзепчук, 1934; Сергиевская, 1961), безусловно, относятся к территории Казахстана. Таким образом, указываемое местонахождение *S. stoloniferum* является единственно известным для Западной Сибири и находится в значительном отрыве от основной части азиатской области ареала вида.

4. *Potamogeton macrocarpus* Dobroch. Новосибирская обл., Карасукский р-н, оз. Астрадым, 22 VII 1985, Д. Шауло, А. Красников (NS).

Евросибирский степной вид. Один из наиболее редких представителей рода *Potamogeton* L. в южной Сибири. Основные известные точки сбора *P. macrocarpus* приурочены к западным районам сибирской части ареала (Новосибирская обл., Курганская обл.), единичные местонахождения этого вида отмечены для Средней (юг Красноярского края) и Восточной (Бурятия) Сибири (Кашина, 1986, 1988а). Сообщаемое местонахождение способствует уточнению характера распространения вида по Сибири, а также имеет определенную ценность для разрешения приводимых в современной литературе (Wiegleb, 1988) сомнений о видовой самостоятельности данного таксона. Основными препятствиями к установлению истины в спорном вопросе являются слабая представленность коллекционных материалов по *P. macrocarpus* в отечественных гербариях и отчасти фрагментарность уже имеющихся сборов.

5. *P. trichoides* Cham. et Schlecht. Предгорья западного макросклона Кузнецкого Алатау: Кемеровская обл., Новокузнецкий р-н, окр. с. Безруково, канал-охладитель Томусинской ГРЭС, на илисто-песчаной отмели, 17 VI 1990.

Евросибирский вид с дизъюнктивным характером сибирской части ареала. Местонахождение дополняет существующую информацию о сравнительно широком распространении *P. trichoides* в низкогорных и предгорных лесостепных районах Кузнецкого Алатау на территории Кемеровской обл. (всего известно шесть пунктов сбора).

6. *P. vaginatus* Turcz. Северная оконечность Кузнецкого Алатау: Кемеровская обл., Кемеровский р-н, русло р. Барзас в черте пос. Барзас, быстроток с илистым дном, 30 VI 1989; русло р. Барзас, 5 км от пос. Барзас, 30 VI 1989. Кузнецкая котловина: Кемеровская обл., Кемеровский р-н, среднее течение р. Бол. Промышленная, плес с замедленным течением у дер. Малиновка, 18 VII 1989; русло р. Бол. Промышленная у дер. Тебеньки, 14 VII 1989; нижнее течение р. Бол. Промышленная, русло на выходе из дер. Силино, на илисто-песчаном грунте, 11 VI 1989; русло р. Бол. Промышленная, 2 км выше с. Елыкаево, илистая отмель, 12 VI 1989.

Циркумбореальный вид с дизъюнктивным характером ареала. Известен из северной Европы (Скандинавия), Сибири и Монголии, Северной Америки (Аляска, Канада). В азиатской части ареала наиболее обычен для горно-степных районов южной Сибири (Кашина, 1988а). Приводимые местонахождения отмечаются впервые для Кемеровской обл., а также для низкогорий северной оконечности Кузнецкого Алатау, в настоящее время являются самыми западными для всей сибирской части ареала *P. vaginatus*. Учитывая частую встречаемость вида по степным и лесостепным районам восточных предгорий Кузнецкого Алатау (Черепнин, 1957; Тупицина, 1986), следует ожидать предстоящие находки *P. vaginatus* по аналогичным районам Кузнецкой котловины. Обращает на себя внимание совпадение на территории Сибири ареалов пространственно-дизъюнктивных видов *P. trichoides* и *P. vaginatus*. При этом большая площадь перекрытия ареалов этих видов отчетливо приурочена к северным элементам Кузнецкого нагорья.

7. *Ruppia maritima* L. Предгорья восточного макросклона Кузнецкого Алатау: Красноярский край, Хакасская АО, Ширинский р-н, окр. пос. Колодезный, оз. Иткуль, 20 IX 1990, П. Волобаев, А. Марикода.

Представители рода *Ruppia* L. по праву считаются одними из наиболее редких водных макрофитов региона (Редкие..., 1980). В настоящее время известно всего лишь два местонахождения *R. maritima* и оба из южной полосы Сибири (Кашина, 1988б). Указания на произрастание вида в оз. Шира (Хакасия) основаны на гербарных сборах 1934 и 1944 г. (Черепнин, 1957). Нами предпринята попытка выяснения современного состояния хакасской популяции *R. maritima*, для чего в 1990 г. было проведено гидроботаническое исследование оз. Шира. Поиски оказались безрезультатными: *R. maritima* в указанном водоеме не был обнаружен. Вместе с тем совершенно неожиданной оказалась находка одного полноценного экземпляра рассматриваемого вида в близлежащем оз. Иткуль. Факт довольно странный, поскольку *R. maritima* общепризнанно является облигатным галофитом, а оз. Иткуль пресноводное. Ответ на вопрос, следует ли считать *R. maritima* видом, полностью исчезнувшим из оз. Шира за последние 45 лет, или его отсутствие во время последнего исследования водоема связано с особенностями сезонного развития этого растения, может быть получен только после организации предстоящего повторного поиска. Редкость находок *R. maritima*, разрозненность известных точек сбора, галофильность вида позволяют предположить реликтовый характер произрастания *R. maritima* в Сибири.

8. *Zannichellia pedunculata* Reichenb. Предгорья восточного макросклона Кузнецкого Алатау: Красноярский край, Хакасская АО, Ширинский р-н, окр. пос. Колодезный, оз. Иткуль, мелководный пересыхающий водоем, на илистой отмели, 20 IX 1990, П. Волобаев, А. Марикода; восточное побережье оз. Шира, мелкий заиленный водоем, 22 IX 1990, П. Волобаев, А. Марикода; там же русло пересыхающего притока р. Сон, 22 IX 1990, П. Волобаев, А Марикода; окр. дер. Форпост, солоноватое озеро, 1.5 км на юго-запад от горько-соленого оз. Туз, на илистой отмели, 28 VII 1990; там же, заболоченное побережье, оконца с водой, илистые отмели, 28 VII 1990.

Голарктический вид, спорадично представленный по югу Сибири (Кашина, 1988в). Для предгорий восточного макросклона Кузнецкого Алатау известно одно местонахождение из оз. Иткуль по сборам 1934 г. (Черепнин, 1957). Отмечены также две точки произрастания *Z. pedunculata* на прилегающей территории северной Хакасии (Койбальская степь). Сообщаемые местонахождения данного вида позволяют сделать вывод о широком распространении *Z. pedunculata* в степной зоне района исследований. Вполне вероятно в дальнейшем обнаружение вида для остепненных участков Кузнецкой котловины, что обусловлено сходством геоморфологических показателей равнинных элементов Кузнецкого нагорья. Учитывая сведения о распространенности таксона в отдельных районах южной Сибири, а также вполне удовлетворительное состояние известных популяций, считаем, что решение о придании *Z. pedunculata* статуса охраняемого растения (Редкие..., 1980) нуждается в пересмотре. Обращают на себя внимание некоторая концентрация пунктов сбора вида по определенным районам южной Сибири: юго-запад Новосибирской обл.—Хакасия, Тува—восточное Забайкалье, и расположение этих точек в одном широтном интервале — 50—55° с. ш. Не упуская из виду возможность пропуска при сборах, можно предположить и дизъюнктивный характер распространения *Z. pedunculata* в степной области Сибири.

9. *Z. repens* Boend. Предгорья восточного макросклона Кузнецкого Алатау: Красноярский край, Шарыповский р-н, окр. дер. Парная, северное побережье оз. Большое, пересыхающий водоем, илистая отмель, 1 VII 1990, П. Волобаев, А. Марикода; Хакасская АО, Ширинский р-н, окр. с. Черное Озеро, северное побережье оз. Черное, илистая отмель, 31 VII 1990; окр. дер. Старый Фыркал, оз. Фыркал, илистая отмель в протоке, соединяющей озеро с р. Белый Июс, 4 IX 1990. Кузнецкая котловина: Кемеровская обл., Промышленновский р-н, окр. с. Васьково, зарастающий пруд на р. Тыхта, правом притоке р. Иня, илистая отмель, 18 VII 1990, Г. Яковлева.

Объем таксона принят в понимании Н. Н. Цвелева (1984). Ранее вид приводился для территории Сибири как *Z. palustris* L. (Кашина, 1988а). Растение с голарктическим ареалом, известно из многих районов лесной, лесостепной, степной зон региона. Для территории исследования была отмечена единственная точка сбора в южной части Красноярского края — оз. Большое, по гербарному материалу 1934 г. (Черепнин, 1957). Полевая ревизия местонахождения показала удовлетворительное состояние популяции *Z. repens* в настоящее время. Новые местонахождения, сообщаемые из северной Хакасии, свидетельствуют о более широком распространении *Z. repens* по югу Красноярского края, чем это следует из анализа современной литературы. Местонахождение вида в бассейне р. Иня отмечается впервые для Кузнецкой котловины и Кемеровской обл. Следует заметить, что на юго-востоке Западной Сибири вполне возможно произрастание близкого вида *Z. palustris* s. str. Основанием к данному предположению служат сведения о находках *Z. palustris* из приалтайской части Иртыша, территориально относимой к Восточному Казахстану (Цвелев, 1978, 1987). Предположение Н. Н. Цвелева (1978) о гибридогенном происхождении *Z. repens* оправдано с точки зрения распространения видов рода *Zannichellia* в Сибири. Относительно равномерное распределение *Z. repens* по южной Сибири вместе с дизъюнктивным характером распространения возможных предков таксона (*Z. palustris, Z. peduncuiata*) — свидетельство тому.

10. *Hydrilla verticillata* (L. fil.) Royle. Северная оконечность Кузнецкого Алатау: Кемеровская обл., Яйский р-н, русло р. Яя, затон правого берега, 5 км выше п.г.т. Яя, на илистой отмели, 3 VII 1989. Кузнецкая котловина: Кемеровская обл., Кемеровский р-н, долина р. Томь, пойменное озеро-старица в окр. с. Елыкаево, 14 VII 1989, А. Марикода; Промышленновский р-н, окр. с. Васьково, русло р. Тыхта, правого притока р. Иня, 15 VII 1990, А. Луценко.

Вид, широко представленный в Палеарктике. В сибирской части ареала большинство известных местонахождений тяготеет к бассейну верхней Оби (Тимохина, 1988б). Ранее нами уже отмечалась встречаемость вида в долинах рек Томь и Кондома (Красноборов и др., 1988). Новые местонахождения *H. verticillata* дополняют сведения о его распространении по территории Кемеровской обл. и сообщаются впервые для бассейнов рек Иня, Чулым. Компактность пространственной локализации сборов *H. verticillata* в рамках бассейна верхней Оби позволяет предположить дизъюнктивный характер сибирской части ареала данного вида. Особенности распространения в Сибири *H. verticillata* очень близки к характеру южносибирской дизъюнкции ареала *Salvinia natans* L. (Красноборов, 1988) — вида, являющегося реликтом третичного времени для региона. Из этого следует возможность реликтового характера обитания *H. verticillata* в Сибири. Частичным подтверждением этого служит приуроченность основной части ареала к более южным широтам.

11. *Vallisneria spiralis* L. Кузнецкая котловина: Кемеровская обл., Беловский р-н, окр. г. Белово, водохранилище-охладитель Беловской ГРЭС на р. Иня, в воде канала-водосброса на каменистом грунте, 5 X 1989.

Синантропный вид, происходящий из Европы. Широкое распространение по земному шару связано с использованием его в декоративном аквариумоводстве. Сведения о натурализации и произрастании *V. spiralis* в естественных и искусственных водоемах Сибири не были включены в последнюю региональную сводку (Тимохина, 1988б), хотя еще в 1983 г. такая информация приводилась для Кемеровской обл. (Кириллов и др., 1983). Сообщаемое местонахождение имеет некоторое значение для установления закономерностей современного этапа формирования флоры Сибири, так как напрямую связано с природной термофильностью вида и с выраженной зависимостью в распространении от деятельности человека.

12. *Bolboschoenus popovii* Egor. Предгорья восточного макросклона Кузнецкого Алатау: Красноярский край, Хакасская АО, Ширинский р-н, окр. пос. Колодезный, оз. Шира, прибрежная илистая отмель, 22 IX 1990; пресноводно-соленое

оз. Беле, прибрежная илисто-песчаная отмель соленой части озера, 24 IX 1990, П. Волобаев, А. Марикода.

Вид в большей части своего ареала приурочен к древнесредиземноморской области Евразии. В Сибири — один из наиболее редких водных макрофитов. Известны три разрозненных местонахождения из Тувы и одно в Хакасии на оз. Шира (Тимохина, Бондарева, 1990). Экологически это растение — облигатный галофит, его местообитания связаны со степной зоной юга Средней Сибири. Состояние ширинской популяции *B. popovii* в настоящее время не вызывает опасений. Вновь указываемое местонахождение вида на оз. Беле расположено на крайнем пределе распространения и является самым северным для всего ареала *B. popovii.*

13. *Eleocharis klingei* (Meinsh.) B. Fedtsch. Предгорья восточного макросклона Кузнецкого Алатау: Красноярский край, Хакасская АО, Ширинский р-н, окр. дер. Форпост (Соленоозерная), заболоченное побережье горько-соленого оз. Туз, 27 VII 1990.

Еврозападноазиатский степной вид, в Сибири известен относительно недавно (Бубнова, 1986). Региональные особенности распространения связаны со степными районами Восточной (Забайкалье, Прибайкалье, Якутия) и Средней (Тува) Сибири (Бубнова, 1990). Отмечается впервые для Кузнецкого Алатау; на прилегающей территории Минусинской котловины ранее было известно единственное местонахождение *E. klingei* из окр. г. Абакана. Сообщаемое местонахождение в настоящее время является самым западным по всей сибирской части ареала вида. Возможно более широкое распространение таксона по степным районам равнин Кузнецкого нагорья, обусловленное галофильностью вида.

14. *Carex vesicata* Meinsh. Восточный макросклон Кузнецкого Алатау: Красноярский край, Хакасская АО, Ширинский р-н, русло р. Белый Июс у дер. Беренжак, прибрежная отмель, 30 VIII 1990.

Восточноазиатский викариант близкородственного таксона *C. vesicaria* L. Широко представлен на Дальнем Востоке, в Северо-Восточной Монголии, Восточной Сибири. Сравнительно редок на территории Средней Сибири, где отмечены всего два местонахождения в Хакасии (Минусинская котловина) и Туве (Малышев, 1990). Указываемая точка сбора *C. vesicata* расположена на западной границе ареала вида.

15. *Lemna turionifera* Landolt. Западный макросклон Кузнецкого Алатау: Красноярский край, Аскизский р-н, долина верхнего течения р. Томь, озеро в пос. Усть-Балыксу, 4 VIII 1989. Северная оконечность Кузнецкого Алатау: Кемеровская обл., Крапивинский р-н, долина р. Заломная, лесное озеро, 17 VI 1989; русло р. Большая Осипова, заводь в районе устья р. Акел, 13 IX 1988; Чебулинский р-н, русло р. Золотой Китат, заводь, 10 км ниже пос. Мурюк, 26 VI 1988. Предгорья восточного макросклона Кузнецкого Алатау: Кемеровская обл., Тисульский р-н, оз. Большой Берчикуль, 28 VIII 1989. Красноярский край, Шарыповский р-н, окр. дер. Парная, оз. Большое, 30 VI 1990. Хакасская АО, Ширинский р-н, окр. с. Черное Озеро, оз. Черное, 29 VII 1990; окр. дер. Старый Фыркал, оз. Фыркал, 5 IX 1990.

Голарктический вид, в распространении тяготеет к внутриконтинентальным районам Евразии и Северной Америки. До настоящего времени таксон оставался малоизвестным в отечественной литературе (описан в 1975, Aquatic Botany, I : 355), а также смешивался с близким видом *L. minor* L. Несмотря на внешнюю схожесть, *L. turionifera* хорошо отличается вытянутой формой фронда и наличием на верхней поверхности листеца выраженных бугорков-папилл. Характер распространения вида в азиатской части СССР пока не ясен. E. Landolt (1986) указывает на частую встречаемость *L. turionifera* по южной полосе Сибири. Сообщаемые местонахождения вида из Кузнецкого Алатау в некоторой степени способствуют подтверждению точки зрения автора таксона. Примечательно, что

для Кузнецкого нагорья *L. turionifera* — чаще встречаемое растение, нежели известный там из немногих точек сбора вид *L. minor* s. str.

16. *Trigonotis myosotidea* (Maxim.) Maxim. Предгорья западного макросклона Кузнецкого Алатау: Кемеровская обл., Крапивинский р-н, 6 км на юго-запад от бывшего пос. Лачиново, заболоченный берег Лачиновской курьи (р. Томь), пересыхающий водоем, 15 VIII 1988, Г. Яковлева. Предгорья восточного макросклона Кузнецкого Алатау: Кемеровская обл., Тисульский р-н, оз. Малый Берчикуль, илистая отмель, 29 VIII 1989.

Восточноазиатский вид. Одно из редчайших в Сибири водно-болотных растений (единственное известное местонахождение вида находится на восточной окраине региона — Даурия, долина р. Аргунь (Иванова, 1979; Камелин, 1980)), более характерно для флоры Дальнего Востока. Новые точки сбора *T. myosotidea* из Кузнецкого нагорья чрезвычайно оторваны от основной части ареала этого вида. Приводимые местонахождения являются самыми западными для материка в целом. Признаки генеративной сферы гербарных образцов не оставляют сомнений в принадлежности указываемых экземпляров к роду *Trigonotis* Stev. Карпологические показатели образцов подтверждают правильность видовой идентификации наших сборов. Растения собраны в двух формах — наземной, отмеченной для условий избыточного увлажнения, и погруженно-водной. Значительный отрыв от основного ареала, произрастание в более северных широтах, соответствие основной части ареала вида дауро-маньчжурскому рефугиуму третичной флоры Евразии позволяют предположить реликтовый характер западносибирских местонахождений *T. myosotidea.*

В качестве критериев отбора видов в список дополнений были приняты редкость и степень полезности указываемых растений для расшифровки процесса формирования гидрофильной флоры Южной Сибири. Обобщение приведенной хорологической информации показывает наличие в составе флоры региона совокупности гидрофильных видов, имеющих дизъюнктивный характер распространения, а также совпадение ареалов отдельных видов, имеющих границу распространения в пределах района исследования. Пространственные характеристики дизъюнктивных частей ареала *Potamogeton trichoides, P. vaginatus, Zannichellia pedunculata, Hydrilla verticillata* не тождественны, но обнаруживают отчетливое пересечение на территории Кузнецкого нагорья. К этой же группе растений примыкают *Salvinia natans* и *Eleocharis austriaca* Hayek с локализацией части ареала в бассейне верхней Оби. Западная граница ареала установлена в Кузнецком нагорье для восточноазиатских видов *Sparganium rothertii, Carex vesicata, Trigonotis myosotidea.* Западная граница сибирской части ареала установлена в Кузнецком нагорье у преимущественно азиатского вида *Sparganium stoloniferum* и западноазиатского вида *Eleocharis klingei.* Интересен факт присутствия в Кузнецком нагорье *Bolboschoenus popovii,* связанного с древнесредиземноморской областью Евразии. Выраженные связи с восточноазиатским (дауро-маньчжурским) рефугиумом третичной флоры Евразии характерны для ряда видов азиатского распространения. Третичные корни, по-видимому, свойственны и серии видов с верхнеобской дизъюнкцией ареала. Подобное сочетание фитогеографически своеобразных элементов едва ли следует считать случайным.

Результаты хорологического анализа могут быть интерпретированы следующим образом. С флорогенетических позиций современная гидрофильная флора Кузнецкого нагорья представляет собой сложный комплекс видов, формирование которого имеет глубокие исторические корни. Присутствие таких редчайших для Сибири видов, как *Ruppia maritima, Bolboschoenus popovii,* свидетельствует о том, что уже к плиоцену на данной территории существовала интересная и своеобразная флора, остатки которой следует искать среди галофильных степных видов. Образование локальносибирских разрывов и частичное перекрытие дизъюнктивных областей ареала, безусловно, связаны с процессом смены растительности в постплиоценовый период, вызванной общим похолоданием на

юге Сибири в плейстоцене. Этим же объясняется наличие реликтовых связей флоры Кузнецкого нагорья с древними флористическими районами вне зоны влияния плейстоценового оледенения. По всей видимости, в плейстоцене отдельные участки Кузнецкого нагорья составляли дискретный рефугиум, сохранивший остатки водной третичной флоры до наших дней. Более всего на роль такого рефугиума подходят равнинные и предгорные элементы нагорья, во флоре которого были одновременно представлены автохтонные (по-видимому, плиоценовые) и аллохтонные виды-мигранты перигляциальной зоны Сибири. Последнее хорошо согласуется с представлениями В. П. Седельникова (1979) о формировании водно-болотного комплекса высокогорий Кузнецкого Алатау. Именно с равнинных районов Кузнецкого нагорья происходило плейстоценовое проникновение в высокогорья Кузнецкого Алатау *Sparganium hyperboreum* и *Nardosmia frigida* (L.) Hook. Разрозненные местонахождения этих растений из предгорно-низкогорных районов нагорья (Черепнин, 1967; Тимохина, 1988а) могут иметь реликтовый плейстоценовый (постплейстоценовый?) характер. Отсутствие покровного оледенения на территории Кузнецкого нагорья, обусловливающее относительную мягкость климата, способствовало формированию плейстоценового предгорно-равнинного рефугиума третичной флоры и перигляциально-высокогорным миграционным процессам.

Вряд ли плиоценовые элементы гидрофильной флоры имели широкое распространение по территории Кузнецкого нагорья в плейстоцене. Более вероятной представляется дискретная сеть локальных микрорефугиумов на общем фоне растительности перигляциальной зоны. Возникновение подобных убежищ следует связывать с местными особенностями рельефа равнинных и предгорных районов нагорья (впадины, межгорные котловины, материковые озера). Некоторая часть таких микроубежищ вполне могла сохраниться до настоящего времени. В таком случае выявление данных точек следует проводить по признаку одновременного сосредоточения редких, реликтовых и хорологически необычных водных макрофитов. Для предгорных районов Кузнецкого нагорья отчетливо выделяются пока два плейстоценовых микрорефугиума третичной флоры. Один из них находится в западных предгорьях Кузнецкого Алатау по долине средней Томи и характеризуется присутствием *Lindernia procumbens* (Krock) Borb., *Batrachium peltatum* (Schrank) C. Presl., *Elatine triandra* Schkuhr, *Salvinia natans, Trigonotis myosotidea, Potamogeton trichoides* и др. Второй микрорефугиум известен из северо-восточных предгорий Кузнецкого Алатау (район материкового оз. Большой Берчикуль). Здесь отмечены *Nardosmia frigida, Trigonotis myosotidea, Sparganium stoloniferum, Elatine hydropiper, Caulinia flexilis* Willd., *C. minor* (All.) Coss. et Germ. Предполагается существование рефугиума доплиоценовой гидрофильной флоры в районе полосы крупных соленых озер вдоль подножья восточного макросклона Кузнецкого Алатау. По мере поступления дополнительной информации о водных макрофитах Кузнецкого нагорья могут быть выделены и другие плейстоценовые убежища третичной флоры.

Автор искренне признателен Н. Н. Цвелеву за консультацию по роду *Trigonotis* и сотрудникам Центрального сибирского ботанического сада СО РАН С. А. Тимохиной, С. В. Бубновой за проверку правильности определения некоторых гербарных образцов из родов *Sparganium, Eleocharis.*

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бубнова С. В. Род *Eleocharis* (*Cyperaceae*) в Сибири // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 10. С. 1401—1406. — *Бубнова С. В. Eleocharis* R. Br. // Флора Сибири. Новосибирск: Наука, 1990. Т. 3. С. 25—31. — *Бусик В. В.* Сем. *Sparganiaceae* // Флора Центральной Сибири. Новосибирск: Наука, 1979. Т. 1. С. 54—57. — *Иванова М. М.* Сем. *Boraginaceae* // Там же. 1979. Т. 2. С. 726—741. — *Камелин Р. В.* Сем. *Boraginaceae* // Флора Забайкалья. Л.: Наука, 1980. Вып. 8. С. 823—842. — *Кашина Л. И.* Заметки о рдестах и альтении в Сибири //

Новое о флоре Сибири. Новосибирск: Наука, 1986. С. 242—247. — *Кашина Л. И.* Сем. *Potamogetonaceae* // Флора Сибири. Новосибирск: Наука, 1988а. Т. 1. С. 93—105. — *Кашина Л. И.* Сем. *Ruppiaceae* // Там же. 1988б. Т. 1. С. 105—107. — *Кашина Л. И.* Сем. *Zannichelliaceae* // Там же. 1988в. Т. 1. С. 107—109. — *Кириллов В. В., Гладкова З. И., Козлова С. В., Матвеев Л. Э.* Высшая водная растительность водохранилища-охладителя Беловской ГРЭС (1978—1979) // Комплексные исследования водных ресурсов Сибири. М.: Гидрометеоиздат, 1983. Вып. 56. С. 98—105. — *Красноборов И. М.* Сем. *Salviniaceae* // Флора Сибири. Новосибирск: Наука, 1988. Т. 1. С. 75. — *Красноборов И. М., Волобаев П. А., Степанов Н. В.* Дополнения к выпуску *Lycopodiaceae—Hydrocharitaceae* // Там же. 1988. Т. 1. С. 119—120. — *Малышев Л. И.* Определитель высокогорных растений южной Сибири. Л.: Наука, 1968. 284 с. — *Малышев Л. И.* Род *Carex* L. // Флора Сибири. Новосибирск: Наука, 1990. Т. 3. С. 35—170. — Маценко А. Е. Сем. *Sparganiaceae* // Растения Центральной Азии. Л.: Наука, 1971. Вып. 6. С. 38—39. — *Редкие* и исчезающие растения Сибири / Под ред. Л. И. Малышева, К. А. Соболевской. Новосибирск: Наука, 1980. 244 с. — *Седельников В. П.* Флора и растительность высокогорий Кузнецкого Алатау. Новосибирск: Наука, 1979. 168 с. — *Сергиевская Л. П.* Флора Западной Сибири. Томск: Изд-во ТГУ, 1961. Т. 12. Ч. 1. С. 3071—3256. — *Тимохина С. А.* Сем. *Sparganiaceae* // Флора Сибири. Новосибирск: Наука, 1988а. Т. 1. С. 88—92. — *Тимохина С. А.* Сем. *Hydrocharitaceae* // Там же. 1988б. Т. 1. С. 118—119. — *Тимохина С. А., Бондарева Н. В.* Род *Bolboschoenus* (Ascherson) Palla // Там же. 1990. Т. 3. С. 22—23. — *Тупицина Н. Н.* Конспект флоры Березовского участка КАТЭКа // Новое о флоре Сибири. Новосибирск: Наука, 1986. С. 137—190. — *Цвелев Н. Н.* О роде *Zannichellia* L. в СССР // Нов. сист. высш. раст. Л.: Наука, 1978. Т. 15. С. 9—14. — *Цвелев Н. Н.* Заметки о некоторых гидрофильных растениях флоры СССР // Там же. 1984. Т. 21. С. 232—242. — *Цвелев Н. Н.* Сем. *Zannichelliaceae* // Сосудистые растения Советского Дальнего Востока. Л.: Наука, 1987. Т. 2. С. 336—338. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Черепнин Л. М.* Флора южной части Красноярского края. Красноярск, 1957. Вып. 1. 96 с.; 1967. Вып. 6. 238 с. — *Юзепчук С. В.* Род *Sparganium* L. // Флора СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1934. Т. 1. С. 216—229. — *Cook C. D. K. Sparganium:* some old names and their types // Bot. Jahrb. 1985. Vol. 107. P. 269—276. — *Cook C. D. K., Nicholls M. S.* A monographic study of the genus *Sparganium* (*Sparganiaceae*). Pt 1. Subgenus *Xanthosparganium* Holmberg // Bot. Helv. 1986. Vol. 96. N 2. Pt. 213—267. — *Cook C. D. K., Nicholls M. S.* A monographic study of the genus *Sparganium* (*Sparganiaceae*). Pt 2. Subgenus *Sparganium* // Bot. Helv. 1987. Vol. 97. N 1. P. 1—44. — *Landolt E.* The family of *Lemnaceae* — a monographic study // Veröff. Geobot. Inst. Rübel. H. 71. Zürich, 1986. 572 S. — *Wiegleb G.* Notes on pondweeds — outlines for a monographical treatment of the genus *Potamogeton* L. // Feddes Repert. 1988. Vol. 99. N 7-8. P. 249—266.

Кемеровский государственный университет

Получено 15 III 1991

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.312.32

Р. О. Закирова, И. И. Нафанаилова

ЧИСЛА ХРОМОСОМ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ НЕКОТОРЫХ СЕМЕЙСТВ ФЛОРЫ КАЗАХСТАНА

R. O. ZAKIROVA, I. I. NAFANAILOVA. CHROMOSOME NUMBERS IN MEMBERS OF SOME FAMILIES OF THE KAZAKHSTAN FLORA

Приведены числа хромосом 20 видов из 8 семейств флоры Казахстана.

Alliaceae

Allium atrosanguineum Kar. et Kir., **2n = 16**. Заилийский Алатау, Алма-Атинский заповедник, 3000 м над ур. м., 1987 г., Закирова.[1]

A. coeruleum Pall., **2n = 16, 32**. Заилийский Алатау, Алма-Атинский заповедник, 1988 г., Закирова, Нафанаилова.

A. filidens Regel, **2n = 16**. Северный Устюрт, 1987 г., Абенов, Кудабаева.

A. flavidum Ledeb., **2n = 16, 24**. Алтай, хр. Курчум, южные отроги хребта к югу от перевала Сорвёнок, 1988 г., Мырзакулов.

A. ledebourianum Schult. ex Schult. fil., **2n = 16**. Алтай, хр. Курчум, южные склоны перевала Сорвёнок, 1988 г., Мырзакулов.

A. lineare L., **2n = 16**. Алма-Атинская обл., Кок-Узекский стационар, 1985 г., Искакова.

A. strictum Schrad., **2n = 16, 32, 48**. Алтай, хр. Курчум, западные отроги перевала Сорвёнок, 1988 г., Мырзакулов.

A. longiradiatum (Regel) Vved., **2n = 16**. Алма-Атинская обл., Кок-Узекский стационар, 1985 г., Искакова.

Asparagaceae

Asparagus officinalis L., **2n = 20**. Кокчетавская обл., окр. г. Кокчетава, 1987 г., Артемова.

Asteraceae

Echinops ritro L., **2n = 30**. Восточно-Казахстанская обл., окр. г. Усть-Каменогорска; Карагандинская обл., окр. г. Каркаралинска, 1986 г., Ляшенко.

E. sphaerocephalus L., **2n = 30**. Восточно-Казахстанская обл., окр. г. Усть-Каменогорска; Карагандинская обл., окр. г. Каркаралинска, 1986 г., Ляшенко.

Dipsacaceae

Dipsacus sativus (L.) Scholl., **2n = 18, 36**. Джамбульская обл., окр. опытной станции, 1986 г., Ляшенко.

---

[1] Гербарные образцы хранятся в Институте ботаники АН Казахстана, Алма-Ата (АА).

Lamiaceae

Betonica officinalis L., **2n = 16**. Кокчетавская обл., окр. г. Кокчетава, 1987 г., Артемова.

Scutellaria microdasys Juz., **2n = 16**. Каратау, 1986 г., Ляшенко.

Liliaceae

Tulipa alberti Regel, **2n = 24**. Каратау, 1985 г., Мырзакулов.

T. greigii Regel, **2n = 24**. Каратау, 1985 г., Мырзакулов.

T. orthopoda Vved., **2n = 24, 48**. Каратау, 1985 г., Мырзакулов.

Linaceae

Linum perenne L., **2n = 18**. Низкогорье Заилийского Алатау, 1987 г., Закирова, Нафанаилова.

L. usitatissimum L., **2n = 30**. Предгорье Заилийского Алатау, 1987 г., Закирова, Нафанаилова.

Rutaceae

Haplophyllum latifolium Kar. et Kir., **2n = 18**. Джамбульская обл., окр. опытной станции, 1986 г., Ляшенко.

Институт ботаники АН Казахстана
Алма-Ата

Получено 18 VI 1991

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 : 581.5

ЛЮБАРСКИЙ ЕВГЕНИЙ ЛЕОНИДОВИЧ
(к 60-летию со дня рождения)

V. I. VASILEVITCH, A. I. GOLUBEV, V. I. POLUJANOVA, I. A. TCHERNOV. LYUBARSKY EUGENY LEONIDOVICH (TO THE 60-TH ANNIVERSARY FROM HIS BIRTH)

Исполнилось 60 лет со дня рождения Евгения Леонидовича Любарского, возглавляющего Казанскую геоботаническую школу.

Е. Л. Любарский родился 3 октября 1930 г. в с. Соловейцев Ключ Шкотовского района Приморского края. Уссурийская тайга, участие в многочисленных экспедициях по Приморскому краю вместе с отцом, Л. В. Любарским, специалистом в области лесной энтомологии и лесной фитопатологии на Дальнем Востоке, еще в детстве и юности пробудили в нем любовь к природе и интерес к растительному и животному миру. Окончив в 1948 г. с золотой медалью школу в г. Хабаровске, Е. Л. поступил на биолого-почвенный факультет Казанского государственного университета, который закончил в 1953 г. с отличием, и был оставлен в должности ассистента на кафедре геоботаники, где и прошел весь путь своего профессионального развития: с 1962 г. — доцент (в 1964 г. кафедра геоботаники и кафедра систематики растений объединились в кафедру ботаники), с 1970 г. — профессор, с 1974 г. — заведующий кафедрой.

В 1959 г. Е. Л. успешно защитил в БИН АН СССР диссертацию на соискание ученой степени кандидата биологических наук, посвященную пойменным лугам в долине р. Мёши в Татарской АССР. Помимо обычных маршрутных геоботанических исследований луговой растительности им были проведены и стационарные наблюдения, и эксперименты по изучению влияния удобрений на луговую растительность, в том числе производственный эксперимент по удобрению лугов с самолета с расчетом экономического эффекта. Тщательные почвенные раскопки на поперечных профилях поймы и другие материалы позволили обоснованно восстановить историю развития пойменной растительности и становления современного лугового покрова в пойме. Выявлено и влияние экологических факторов на соотношение различных верховых и низовых длиннокорневищных злаков в пойменно-луговых сообществах.

Еще со студенческих лет возник особый интерес Е. Л. Любарского к вегетативно-подвижным растениям, надолго определивший приоритетное направление в его научных изысканиях — изучение морфологии, экологии и роли в растительных сообществах вегетативно-подвижных и особенно длиннокорневищных растений. В 1969 г. в Воронежском университете Е. Л. защитил диссертацию на соискание ученой степени доктора биологических наук «Длиннокорневищные растения в биогеоценозе». Разнообразный природный и экспериментальный материал, полученный Е. Л. в процессе этих исследований, позволил ему развить ряд оригинальных положений. Предложено понятие «вегетативный однолетник» и обоснована схема эволюции жизненных форм травянистых многолетних растений с дополнительной ветвью к «вегетативным однолетникам». Разработан оригинальный метод построения биоморфологических рядов. Изучена экология вегетативного размножения растений. Обоснована ведущая роль режима влажности почвы в



распространении длиннокорневищных и наземно-ползучих растений. Интересны результаты оригинальных экспериментов по изучению эко- и фитотропизмов плагиотропных корневищ, обоснование количественно-морфологической границы между коротко- и длиннокорневищными растениями, классификация органов вегетативного возобновления и размножения растений, сравнительно-анатомическое исследование корневищ. Введены понятия «фиксированный возраст», «живой возраст», «активный живой возраст» растений. Тщательно изучена морфология корневищ многих видов (виды какалии, ландыш майский и др.), с помощью использования метода меченых атомов выявлена степень физиологической связи между отдельными участками плагиотропного корневища ландыша в зависимости от конкретной «конструкции» растения. Изучены распределение по корневищу и сезонная динамика запасных питательных веществ, степень обеспеченности надземных побегов запасающими тканями корневищ в зависимости от экологических условий. Предложены формулы коэффициентов ветвления и вегетативного размножения растений. Проанализирована роль длиннокорневищных растений в растительных сообществах средней полосы.

В 60-е годы Е. Л. Любарский развернул большой цикл исследований в области популяционной ботаники (популяционной экологии растений), в результате чего кафедра ботаники Казанского университета с этого времени является одним из ведущих центров становления в стране популяционно-ботанического направления исследований, начатых в 40-е годы Т. А. Работновым. Е. Л. разработал принципы и методы морфоструктурного и пространственно-структурного анализов ценотических популяций, провел серию оригинальных исследований на природных и экспериментальных популяциях вегетативно-подвижных растений. В результате были выявлены высокая дифференциация и высокая положительная асимметрия в распределении особей по количественно-морфологическим (размерным) признакам, высокая корреляция между большинством признаков (снижение уровня корреляций свидетельствует о неблагополучии в популяции). Полиморфизм особей носит непрерывный характер, позволяющий тем не менее в изученных ценопопуляциях вегетативно-подвижных растений условно выделить три основные группы особей — резервную, основную и группу с преобладанием функции размножения. В результате этих исследований выявлена зависимость вегетативного размножения и вегетативной подвижности от плотности ценопопуляции и степени сомкнутости фитоценоза, изучено явление конвергенции ценопопуляций. Е. Л. предложил оригинальный метод «популяционного поля» для исследования пространственной структуры ценопопуляции. Им изучены особенности взаиморазмещения и взаимопереразмещения ценопопуляций костра безостого и пырея ползучего, выявлена обратно пропорциональная характерная зависимость между максимально возможной плотностью популяции и площадью ее проявления, экспериментально изучен механизм эквифинального приведения к оптимальной плотности вегетативно-подвижных растений и дальнейшего саморегулируемого поддержания пульсирующей оптимальной плотности. В настоящее время в популяционных исследованиях Е. Л. акцент делается на разработке теории устойчивости ценопопуляций и фитоценозов.

В своих исследованиях Е. Л. Любарский уделяет большое внимание разработке и использованию математических методов; им предложен ряд оригинальных шкал, коэффициентов, приемов статистического анализа.

С 70-х годов Е. Л. интересуется проблемами промышленной ботаники, руководит циклом исследований по обоснованию разработки проекта целевой оптимизации растительного покрова (создание фитофильтра) в зоне экологического влияния Нижнекамского шинного завода. На основе этих исследований были разработаны соответствующие научно обоснованные рекомендации для нефтехимических производств.

В исследованиях Е. Л. в той или иной мере затрагиваются и проблемы теоретической экологии и фитоценологии, и теория эколого-экономических систем, и проблемы классификации фитоценозов, и вопросы геометрического моделирования в фитоценологии, проблемы агрофитоценологии, проблемы клинальных фитоценозов и др. Он предложил оригинальную классификацию экологических факторов и систему экологических параметров, ориентировал систему эколого-фитоценотических рядов В. Н. Сукачева в системе экологических координат (по влажности и доступному богатству почвы), выявил схему взаимозамещения ельника-кисличника и его производных типов леса в Южной Удмуртии в зависимости от характера антропогенных воздействий.

Е. Л. Любарский много времени уделяет учебной, методической и воспитательной работе. Он читает в университете курсы по общей ботанике, геоботанике, лесоведению, луговедению и др., руководит курсовыми и дипломными работами студентов, принимает активное участие в межвузовских учебно-методических совещаниях. Большое внимание Е. Л. уделяет подготовке высококвалифицированных кадров; многие его ученики успешно защитили кандидатские диссертации.

Под руководством Е. Л. ботаники Казанского университета проводят многогранную научную работу в области флористики, геоботаники, экологии растений, популяционной ботаники, агрофитоценологии, палеоботаники, эмбриологии растений. В 1963—1965 гг. Е. Л. был деканом биолого-почвенного факультета. В 1984—1985 гг. он принял активное участие в организации Ботанического сада при Казанском университете — одного из крупнейших вузовских ботанических садов. С 1981 г. Е. Л. руководит научным направлением «Изучение экологических систем и разработка научных обоснований их оптимизации в интересах народного хозяйства и охраны природы», объединяющим научные исследования большой группы кафедр биолого-почвенного факультета и Ботанического сада Казанского университета. Много времени Е. Л. уделяет оппонированию диссертаций и редакторской деятельности, под его редакцией выходят почти все монографии и сборники научных статей ботаников, издаваемые в Казанском университете.

Е. Л. Любарский — член Всесоюзного ботанического общества с 1958 г. По его инициативе в 1959 г. основано Казанское отделение ВБО, которым с 1972 г. он бессменно руководит. Е. Л. организовал в Казани регулярные Гордягинские чтения в честь основоположника Казанской геоботанической школы чл.-корр. АН СССР А. Я. Гордягина. Проведено 5 таких чтений (1977, 1980, 1983, 1988, 1990), о чем регулярно публикуется информация в Ботаническом журнале. Е. Л. награжден Памятной медалью 12 Международного ботанического конгресса в Ленинграде, Почетной грамотой Президиума ВБО на VIII Делегатском съезде ВБО в Алма-Ате. С 1973 г. Е. Л. Любарский — член Центрального совета ВБО (избирался на V, VI, VII, VIII делегатских съездах ВБО). С 1989 г. он — председатель Координационного комитета Ассоциации ботаников Поволжья по защите растительного мира в бассейне р. Волги.

Перу Е. Л. Любарского принадлежит более 130 опубликованных в печати работ, в том числе 3 монографии.

От души желаем Евгению Леонидовичу новых творческих успехов в его научной и педагогической деятельности.

1956. Болыннарны самолеттан ашлау // Татарстан авыл хужалыгы. № 12. С. 29—30. На татарск. яз.

Удобрение лугов с самолета // Сельское хозяйство Татарии. № 12. С. 29—30.

1957. Влияние удобрений на разнозлаково-костровый луг в пойме р. Мёши // Уч. зап. Казанск. ун-та. Т. 117. Кн. 9. Вып. 2. С. 235—238.

Луговые почвы и луга в пойме р. Мёши. Кр. сообщ. // Там же. Кн. 2. Вып. 2. С. 235—240.

Удобрение пойменных лугов Татарии // Удобрение и урожай. № 9. С. 46—49.

1958. Луга в пойме р. Мёши: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 15 с.

Луга в пойме р. Мёши // Уч. зап. Казанск. ун-та. Т. 118. Кн. 1. С. 182—230.

1959. К вопросу о построении биоморфологических рядов травянистых многолетников // Бот. журн. Т. 44. № 12. С. 1753—1756.

1960. К экологии и взаимоотношениям корневищных злаков на пойменных лугах Татарии // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 65. Вып. 4. С. 127—131.

Об организации Казанского отделения Всесоюзного ботанического общества // Бот. журн. Т. 45. № 3. С. 463.

Об органах вегетативного возобновления и размножения высших растений // Там же. № 7. С. 1067—1069.

1961. К изучению биологии и экологии видов рода *Cacalia* L. в Южном Приморье // Бот. журн. Т. 46. № 1. С. 98—102.

О находках растений с некоторыми аномалиями // Там же. № 3. С. 428—429.

Об эволюции вегетативного возобновления и размножения травянистых поликарпиков // Там же. № 7. С. 959—968.

1962. Ельник-кисличник и его производные в Южной Удмуртии // Бот. журн. Т. 47. № 10. С. 1503—1510.

Изучение особенностей вегетативного возобновления и размножения растений как одного из факторов, определяющих взаимоотношения между компонентами фитоценоза // Тез. докл. науч. конф. по вопросам экспериментальной геоботаники (Казань, февраль, 1962 г.). Казань: Изд-во КГУ. С. 94—96.

К методике характеристики ассоциации // Бот. журн. Т. 47. № 2. С. 231—232.

О некоторых особенностях травянистых длиннокорневищных растений // Итоговая науч. конф. Казанск. ун-та за 1961 г. Кр. содерж. докл. Секции биол.-почв. и хим. наук. Казань: Изд-во КГУ. С. 9—11.

1963. Длиннокорневищные растения и влажность почвы // Тез. докл. II Межвуз. науч.-отчетн. конф. «Университеты — сельскому хозяйству». Л.: Изд-во ЛГУ. С. 310—312.

Роль длиннокорневищных видов в сложении травостоя в связи с влажностью почвы // Бот. журн. Т. 48. № 3. С. 403—405.

1964. К изучению экологии и взаимоотношений некоторых длиннокорневищных растений сосняков // Взаимоотношения растений в растительном сообществе. Казань: Изд-во КГУ. С. 290—312.

К методике изучения тропизмов подземных плагиотропных побегов // Бот. журн. Т. 49. № 2. С. 240—242.

Содержание гумуса в почве и вегетативное размножение некоторых лесных длиннокорневищных растений // Тез. докл. Итоговой науч. конф. Казанск. ун-та за 1963 г. Секция биол.-почв. и хим. наук. Казань: Изд-во КГУ. С. 6—8.

1965. К экологической анатомии корневища некоторых длиннокорневищных растений-гигрофитов // Бот. журн. Т. 50. № 1. С. 119—123.

1967. К изучению влияния культурных растений на кущение и корневищеобразование пырея ползучего // Тез. докл. I Межвуз. совещ. по вопросам агрофитоценологии. Казань: Изд-во КГУ. С. 48—49.

Об использовании рядов относительных коэффициентов ветвления растений агрофитоценозов // Там же. С. 87—89.

Экология вегетативного размножения высших растений. Казань: Изд-во КГУ. 182 с.

1968. Вегетативно-подвижные растения и динамика биогеоценозов // Матер. по динамике растительного покрова (докл. на Межвуз. конф. в сентябре 1968 г.). Владимир: Изд-во ВГПИ. С. 175.

Длиннокорневищные растения в биогеоценозе: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Воронеж. 36 с.

Изучение анатомо-физиологических особенностей длиннокорневищных растений в Раифском участке Волжско-Камского заповедника // Матер. Итоговой науч. сессии, посвященной работам, выполненным в заповеднике (апрель, 1968). Казань: Изд-во ВКЗ. С. 29—30.

Изучение вегетативно-подвижных растений в сосновых лесах Раифского участка Волжско-Камского заповедника // Там же. С. 28—29.

К изучению анатомического строения корневищ длиннокорневищных растений в различных экологических условиях // Рефер. докл. на Всесоюз. межвуз. конф. по морфологии растений. М.: Изд-во МГУ. С. 181—182.

К изучению вырьирования и коррелирования некоторых морфологических признаков вегетативно-подвижных растений в различных экологических условиях // Там же. С. 180—181.

1969. К вопросу о геометрическом моделировании экологических соотношений между экосистемами // Количественные методы анализа растительности. БИОМАТ. Матер. II Всесоюз. совещ. «Применение количественных методов при изучении структуры растительности». Тарту: Изд-во Тартуск. гос. ун-та. С. 19—22.

К вопросу об упорядочении классификации абиотических экологических факторов в целях количественного анализа экосистем // Там же. С. 253—256.

К изучению взаимоотношений пырея ползучего с другими растениями // Матер. I Межвуз. науч. совещ. по вопросам агрофитоценологии. Казань: Изд-во КГУ. С. 110—115.

Морфологическая дифференциация особей сорняка лютика ползучего в условиях недостаточного увлажнения // Тез. докл. Всесоюз. совещ. по изучению взаимоотношений в фитоценозах. Минск: Изд-во АН БССР. С. 212—213.

Об освоении костром безостым окружающей свободной территории // Вопросы биологии и экологии доминантов и эдификаторов растительных сообществ. Уч. зап. Пермск. пед. ин-та. Т. 64. С. 46—49.

О саморегулировании популяции костра безостого в переменных экологических условиях // Там же. С. 43—45.

1970. Морфологическое исследование наземного вейника (*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth.) в популяциях // Науч. докл. Высшей школы. Биол. науки. № 6. С. 63—68.

1971. О лекции в ВУЗе // Вопросы вузовской педагогики и методики. Казань: Изд-во КГУ. Вып. 1. С. 24—28.

Организм и среда // Методические указания по биологии для заочных подготовительных курсов. Казань: Изд-во КГУ. С. 57—59.

1972. Вегетативно-подвижные растения в пойме // Растительность речных пойм, методы ее изучения и вопросы рационального использования. Тез. докл. I Всесоюз. конф. Уфа: Изд-во Башкирск. ФАН СССР. С. 68—70.

К подразделению фракций механических элементов почв // Почвоведение. № 1. С. 125—127.

О количественных методах оценки неоднородности ценопопуляций и микроструктуры сообществ в геоботаническом эксперименте // Симпоз. «Принципы и методы экспериментального изучения растительных сообществ». Тез. докл. и выступлений. Л.: Наука. С. 17.

О морфологической неоднородности особей в ценопопуляциях длиннокорневищных растений и взаимозависимости их биоморфологических показателей // Тр. Волжско-Камского заповедника. Казань: Изд-во КГУ. Вып. 2. С. 30—48.

Опыт простого корреляционного анализа взаимосвязей в фитоценозе с использованием малых выборок // Применение количественных методов при изучении структуры фитоценозов. М.: Наука. С. 53—59.

О распределении запасных углеводов в корневище купены // Тр. Волжско-Камского заповедника. Казань: Изд-во КГУ. Вып. 2. С. 49—58.

От редакторов // Там же. С. 3. (Совместно с И. В. Назаровой).

1973. О биоморфологической границе между длиннокорневищными и короткокорневищными растениями // Экология. № 2. С. 94—95.

Популяционное поле и его анализ // Тез. докл. V Делегатск. съезда ВБО. Киев: Изд-во АН УССР. С. 230—231.

1974. Исследование закономерностей распределения ценопопуляций луговых злаков в условиях пойменных фитоценозов Татарской АССР // Растительные ресурсы Южного Урала и Среднего Поволжья и вопросы рационального их использования. Тез. докл. и сообщ. конф. Уфа: Изд-во Башкирск. ФАН СССР. С. 102—103. (Совместно с А. П. Молчановым, В. И. Полуяновой).

Исследование распределения особей некоторых ценопопуляций с помощью анализа популяционного поля // Количественные методы анализа растительности. Матер. IV Всесоюз. совещ. Уфа: Изд-во Башкирск. ФАН СССР. С. 225—227. (Совместно с А. П. Молчановым, А. Н. Астратовой, К. В. Краснобаевой, В. И. Полуяновой, И. К. Ахмитовым).

Исследование структуры ценопопуляций пойменных луговых злаков в условиях Татарской АССР // Растительные ресурсы Южного Урала и Среднего Поволжья и вопросы рационального их использования. Тез. докл. и сообщ. конф. Уфа: Изд-во Башкирск. ФАН СССР. С. 100—101. (Совместно с Л. А. Гороховой, В. Б. Пономаренко, Л. Г. Силиной, И. Е. Табаковым).

К исследованию неоднородности ценопопуляции костяники // Науч. докл. Высшей школы. Биол. науки. № 5. С. 59—62. (Совместно с В. И. Полуяновой).

К исследованию неоднородности ценопопуляций наземно-ползучих растений // Там же. № 2. С. 61—65. (Совместно с В. И. Полуяновой).

К методике экспресс-квалификации и сравнения описаний фитоценозов // Количественные методы анализа растительности. Матер. IV Всесоюз. совещ. Уфа: Изд-во Башкирск. ФАН СССР. С. 123—125.

Морфоструктурный анализ ценопопуляций // Там же. С. 221—224.

Об оценке проективного покрытия компонентов травостоя // Экология. № 1. С. 98—99.

1975. Морфологическая структура ценопопуляций // Тез. докл. XII Междунар. бот. конгресса. Л.: Наука. Т. 1. С. 192.

О сезонной динамике морфоструктуры ценопопуляции лютика ползучего // Структура ценопопуляций. Казань: Изд-во КГУ. С. 68—77. (Совместно с В. И. Полуяновой).

Принципы и методы исследования морфоструктуры ценопопуляций // Там же. С. 3—16.

Сезонные изменения морфоструктуры ценопопуляций ястребинки волосистой и кошачьей лапки // Науч. докл. Высшей школы. Биол. науки. № 10. С. 75—79. (Совместно с В. И. Полуяновой, Л. Г. Силиной).

1976. Основные проблемы системного исследования фитоценозов // Структура и динамика растительного покрова. Матер. конф. М.: Наука. С. 56—57.

Ценопопуляция и фитоценоз. Казань: Изд-во КГУ. 158 с.

1977. Бионические аспекты в изучении экосистем // Симпоз. «Методологические вопросы бионики». Тез. докл. Казань: Изд-во КГУ. С. 25.

К вопросу о тропической реакции растущего корневища на механическое препятствие // Тр. Волжско-Камского заповедника. Казань: Таткнигоиздат. Вып. 3. С. 157—164.

К сезонным изменениям и распределению углеводных резервов в корневищах сныти // Там же. С. 179—182. (Совместно с В. И. Полуяновой).

О внутрибиогеоценотическом варьировании почвенных условий в сосняке вейниковом // Там же. С. 165—168. (Совместно с Л. А. Гороховой).

1978. Бионические аспекты в изучении экосистем // Матер. симпоз. по методологическим вопросам бионики. Казань: Изд-во КГУ. С. 122—125.

К вопросу использования растительности для доочистки и регенерации воздуха в зоне территориально-производственных комплексов. Деп. в ВИНИТИ 28 марта 1978 г. № 1055-78 Деп. М. 8 с. (Совместно с Ф. Ш. Алиевым, И. Ю. Никитиным).

Рациональная реорганизация растительного покрова в зоне территориально-производственного комплекса (ТПК) // Тез. докл. VI Делегатск. съезда ВБО в Кишиневе. Л.: Наука. С. 25. (Совместно с И. Ю. Никитиным).

1979. Биологи университета — повышению урожайности // Вестн. Высшей школы. № 3. С. 33—36. (Совместно с А. В. Колосковой, П. В. Гришиным, Г. И. Пахомовой, И. А. Черновым).

Биология и почвоведение // Казанский университет. 1804—1979. Очерки истории. Казань: Изд-во КГУ. С. 223—231.

Выделение зон загазованности на территории нефтехимического комплекса в связи с его озеленением. Деп. в ВИНИТИ 25 мая 1979 г. № 1855-79 Деп. М. 14 с. (Совместно с И. Ю. Никитиным).

Гордягинские чтения // Бот. журн. Т. 64. № 1. С. 149—150. (Совместно с В. И. Полуяновой).

К постановке производственного эксперимента по целевой реорганизации биогеоценотического покрова в зоне влияния Нижнекамского нефтехимического ТПК // Экспериментальная биогеоценология и агроценозы. Тез. докл. Всесоюз. совещ. в Ростове-на-Дону 13—15 июня 1979 г. М.: Наука. С. 193—194. (Совместно с Т. Н. Добрецовой, И. Ю. Никитиным).

К прогнозированию влияния крупного нефтехимического территориально-производственного комплекса (НТПК) на растительность (на примере Нижнекамского нефтехимического комплекса) // Медико-географическое прогнозирование и районирование. Тез. докл. V Совещ. по медицинской географии. Л. С. 82—83. (Совместно с И. Ю. Никитиным).

Оптимизация техногенного ландшафта нефтехимических комплексов. Деп. в ВИНИТИ 25 мая 1979 г. № 1858-79 Деп. М. 7 с. (Совместно с И. Ю. Никитиным).

1980. Выделение зон загазованности на территории нефтехимического территориально-производственного комплекса в связи с его озеленением // Производственная санитария. М.: Профиздат. С. 37—45. (Совместно с И. Ю. Никитиным).

Итоги изучения вегетативно-подвижных растений в Волжско-Камском заповеднике // Волжско-Камский государственный заповедник. Тез. докл. Итоговой науч. сессии, посвященной 20-летию заповедника. Казань: Изд-во ВКЗ. С. 19—20.

К вопросу использования растительности для доочистки и регенерации воздуха в зоне территориально-производственных комплексов // Производственная санитария. М.: Профиздат. С. 34—37. (Совместно с Ф. Ш. Алиевым, И. Ю. Никитиным).

1981. Вторые Гордягинские чтения // Бот. журн. Т. 66. № 5. С. 763. (Совместно с В. И. Полуяновой).

К методике исследования пространственного варьирования фитоценоза // Экология и охрана растений нечерноземной зоны РСФСР. Иваново: Изд-во Ивановск. гос. ун-та. С. 34—38. (Совместно с С. Е. Любарским).

О влиянии выпаса на морфоструктуру ценопопуляций наземно-ползучих растений // Науч. докл. Высшей школы. Биол. науки. № 7. С. 74—77. (Совместно с В. И. Полуяновой).

Проблемы популяционной агрофитоценологии // Тез. докл. Всесоюз. совещ. по проблемам агрофитоценологии и агробиогеоценологии. Ижевск: Изд-во Удмуртск. гос. ун-та. С. 41—42.

1982. К изучению ценотических популяций // Биология, экология и взаимоотношения ценопопуляций растений. Матер. конф., посвященной 80-летию со дня рождения А. А. Уранова. М.: Наука. С. 41—44.

1983. Концепция эколого-экономических систем в связи с проблемами охраны природы и экологическими проблемами сельского хозяйства Татарии // Охрана природы и экологические проблемы сельского хозяйства. Тез. докл. Республ. науч.-произв. конф. Казань: Изд-во КГВИ. С. 41—42.

О явлении осенней морфоструктурной конвергенции ценопопуляций клевера ползучего и вербейника монетчатого // Экология. № 6. С. 61—62. (Совместно с В. И. Полуяновой).

Проблемы популяционной экологии растений // Тез. докл. VII Делегатск. съезда ВБО в Донецке. Л.: Наука. С. 150.

Роль Казанской геоботанической школы в становлении региональной экологии в Поволжье // Актуальные проблемы комплексного развития регионов и преодоления социально-экономических различий между ними. Матер. конф. Саранск. С. 150—151.

Состояние и перспективы луговедения и луговодства в Татарской АССР и сопредельных территориях Среднего Поволжья // Там же. С. 152—153. (Совместно с И. Р. Уразовым).

1984. Всесоюзный семинар «Динамика ценопопуляций травянистых растений» (с. Ворохта Ивано-Франковской обл. УССР, 4—7 VIII 1983) // Бот. журн. Т. 69. № 9. С. 1292—1294. (Совместно с К. А. Малиновским, И. В. Цариком).

Структура ценопопуляций вегетативно-подвижных растений. Казань: Изд-во КГУ. 140 с. (Совместно с В. И. Полуяновой).

Третьи Гордягинские чтения // Бот. журн. Т. 69. № 7. С. 995. (Совместно с В. И. Полуяновой).

Specificity of the organization of Cenopopulations of Vegetative-Moving Plants // Sec. Int. Symp. on the Structure and Functioning of Plant Populations. Wageningen, Netherlands, May 7—11. P. 75.

1985. Биологический способ защиты и оздоровления воздушной среды промышленных предприятий // Предупреждение загрязнения воздушного бассейна промышленными выбросами. Севастополь. С. 87—88. (Совместно с М. Р. Никитиной, И. Ю. Никитиным).

Вклад Казанской геоботанической школы в разработку региональных проблем экологии Волжско-Камского края // Тез. докл. конф. «Региональные проблемы экологии». Ч. 1. Казань: Таткнигоиздат. С. 35—36.

Исследования взаиморазмещения ценопопуляций костра безостого и пырея ползучего // Взаимодействие между компонентами экосистем. Казань: Изд-во КГУ. С. 76—82. (Совместно с В. И. Полуяновой).

Исследование структуры ценопопуляций гусиной лапчатки и лугового чая в Волжско-Камском заповеднике // Структура и организация популяций. Казань: Изд-во КГУ. С. 31—48. (Совместно с В. И. Полуяновой).

Об организации фитофильтра в зоне нефтехимического промышленного комплекса // Бот. журн. Т. 70. № 3. С. 401—409. (Совместно с И. Ю. Никитиным).

Об эколого-экономических системах // Взаимодействия между компонентами экологических систем. Казань: Изд-во КГУ. С. 5—8.

Популяционный механизм регуляции плотности лютика ползучего // Тез. докл. и сообщ. к Республ. науч.-тех. конф. «Охрана и исследование заповедных

экосистем Волжско-Камского края», посвященной 25-летию ВКГЗ. Казань: Изд-во ВКГЗ. С. 50—51. (Совместно с В. И. Полуяновой).

Предисловие // Взаимодействие между компонентами экологических систем. Казань: Изд-во КГУ. С. 3—4. (Совместно с В. И. Полуяновой).

Развитие популяционных исследований на кафедре ботаники Казанского университета // Структура и организация популяций. Казань: Изд-во КГУ. С. 4—16.

Сравнительное исследование морфологической структуры ценопопуляций длиннокорневищных растений в Волжско-Камском заповеднике // Тез. докл. и сообщ. к Республ. науч.-тех. конф. «Охрана и исследование заповедных экосистем Волжско-Камского края», посвященной 25-летию ВКГЗ. Казань: Изд-во ВКГЗ. С. 48—49.

Экологические проблемы луговедения и луговодства в Волжско-Камском крае // Тез. докл. конф. «Региональные проблемы экологии». Ч. 1. Казань: Таткнигоиздат. С. 122—124. (Совместно с И. Р. Уразовым).

1986. Взаимоотношения между популяциями злаков в луговых биогеоценозах // Общие проблемы биогеоценологии. Тез. докл. II Всесоюз. совещ. в г. Пущино. М.: Изд-во НЦБИ АН СССР. Т. 1. С. 142—143. (Совместно с В. И. Полуяновой).

1987. Всесоюзная конференция «Популяционная экология растений», посвященная памяти А. А. Уранова (28—31 января 1986 г.) // Бот. журн. Т. 72. № 1. С. 124—127. (Совместно с Л. Б. Заугольновой).

О влиянии плотности популяции на соотношение семенного и вегетативного размножения у лютика ползучего // Проблемы размножения цветковых (прикладные аспекты). Тез. докл. совещ. по цветению, опылению и семенной продуктивности растений. Пермь: Изд-во Пермск. гос. ун-та. С. 85—86. (Совместно с В. И. Полуяновой).

О динамике плотности в экспериментальных популяциях лютика ползучего и ее регуляции // Динамика ценопопуляций травянистых растений. Киев: Наукова думка. С. 52—58. (Совместно с В. И. Полуяновой, Л. Ю. Марковой).

Популяционно-экологические исследования вегетативно-подвижных растений // Популяционная экология растений. Матер. конф. в г. Пущино 27.01—01.02.86. М.: Наука. С. 28—31. (Совместно с В. И. Полуяновой).

Экологическая анатомия органов вегетативного размножения растений // Современные проблемы экологической анатомии растений. Матер. I Всесоюз. совещ. по эколог. анат. растений. Ташкент: Изд-во ФАН УзССР. С. 128.

1988. Адаптивные механизмы ценопопуляций вегетативно-подвижных растений // Экология популяций. Тез. докл. Всесоюз. совещ. 4—6 октября 1988 г. в г. Новосибирске. Ч. 1. М.: ИНИОН АН СССР. С. 241—243. (Совместно с В. И. Полуяновой).

Исследование клинальности лугового фитоценоза в пойме малой реки // Экология. № 4. С. 67—69. (Совместно с В. И. Полуяновой).

К исследованию механизмов устойчивости сосуществования ценопопуляций в фитоценозе // Перспективы теории фитоценологии. Тез. докл. симп. в Лаэлату-Пухту. Тарту: Изд-во АН ЭССР. С. 183—186.

Переразмещение ценопопуляций длиннокорневищных растений в растительном сообществе // Актуальные вопросы ботаники в СССР. Тез. докл. VIII Делегатск. съезда ВБО. Алма-Ата: Наука. С. 224.

Теоретическая фитоценология и агрофитоценозы // Тез. докл. Всесоюз. совещ. «Агрофитоценозы и экологические пути повышения их стабильности и продуктивности». Ижевск: Изд-во Удмуртск. гос. ун-та. С. 17.

Экологические и физиологические аспекты дополнительной ветви эволюции жизненных форм покрытосеменных в направлении к вегетативным однолетникам // Тез. докл. науч. конф. по проблеме «Физиологические и экологические

аспекты эволюции основных жизненных форм покрытосеменных». Ереван: Изд-во Бот. ин-та АН АрмССР. С. 45.

1989. В Казанском отделении ВБО // Бот. журн. Т. 74. № 12. С. 1835. (Совместно с В. И. Полуяновой).

Влияние форм доломита на продуктивность раннеспелых сортов оздоровленного картофеля в условиях закрытого грунта // Матер. Итоговой науч. конф. Казанского университета за 1987 год. Естественные и точные науки (кр. содерж. докл.). Казань: Изд-во КГУ. С. 95. (Совместно с В. Г. Бикмурзиной, Л. А. Сычковой, А. С. Вагизовой и др.).

Перестройка подготовки ботаников в Казанском университете // Флористические исследования и требования ботаники в связи с перестройкой Высшей школы. Межвуз. сб. науч. тр. Владивосток: Изд-во ДВГУ. С. 109—112.

Четвертые Гордягинские чтения // Бот. журн. Т. 74. № 12. С. 1831. (Совместно с В. И. Полуяновой).

1990. Антропогенная деградация растительного покрова в бассейне реки Волги // Промышленная ботаника: состояние и перспективы развития. Тез. докл. Республ. науч. конф. в Донецке. Киев: Наукова думка. С. 78—79.

Исследование механизмов устойчивости фитопопуляций и растительных сообществ травяных экосистем // Устойчивость травяных экосистем к антропогенным воздействиям. Тез. докл. совещ. Фрунзе: Изд-во АН КиргССР. С. 34.

Механизмы устойчивости фитопопуляций и растительных сообществ // Проблемы устойчивости биологических систем. Тез. докл. Всесоюз. школы 15—20 октября 1990 г., Севастополь; Харьков: Типогр. ХВВКИУРВ. С. 185.

Комплексные экологические системы: проблемы функционирования, моделирования и управления // Производство, население, природопользование: географические и социально-экологические аспекты. Межвуз. сб. Уфа: Изд-во Башкирск. гос. ун-та. С. 5—14. (Совместно с А. М. Трофимовым).

Пластичность анатомического строения корневищ мезофитных луговых длиннокорневищных злаков в связи с влажностью почвы // Современные проблемы экологической анатомии растений. Матер. II Всесоюз. совещ. по эколог. анат. растений. Владивосток: Изд-во ДВГУ. С. 94.

Проблема охраны растительного мира в бассейне реки Волги // Социально-экологические проблемы Самарской Луки. Тез. докл. II Науч.-практич. конф. (1—3 октября 1990 г., Куйбышев). Куйбышев: Изд-во КГПИ. С. 21—22.

Социально-экологический подход к изучению взаимодействия человека с окружающей средой // Промышленная ботаника: состояние и перспективы развития. Тез. докл. Республ. конф. в Донецке. Киев: Наукова думка. С. 23—24. (Совместно с А. М. Трофимовым).

В. И. Василевич, А. И. Голубев, В. И. Полуянова, И. А. Чернов

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
Казанский государственный университет

Получено 17 VII 1991

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.1

Г. А. Денисова. ТЕРПЕНОИДСОДЕРЖАЩИЕ СТРУКТУРЫ РАСТЕНИЙ. – Л.: Наука, 1989. Т. 650 экз.

M. F. DANILOVA. *G. A. DENISOVA*. TURPENTINE-CONTAINING STRUCTURES OF PLANTS. 1989

Рецензируемая монография объемом 12.5 печ. л. посвящена изучению секреторных образований, синтезирующих терпеноиды. В ней сведены воедино фактические материалы более чем 800 литературных источников, а также результаты многолетних исследований автора, выполненных на тканевом уровне. Настоящая публикация является первой отечественной фундаментальной сводкой по вполне актуальной тематике. В работе критически осмыслена и приведена в определенную систему вся оказавшаяся доступной автору информация в этой области и сделана попытка адекватного отражения реальных биологических связей.

Несмотря на целый ряд весьма значительных работ, посвященных терпеноидсодержащим секреторным образованиям растений, многие вопросы до сих пор остаются не решенными. В частности, сводной классификации, охватывающей все существующие в природе типы терпеноидсодержащих структур, до настоящего времени никем опубликовано не было. Исчерпывающий анализ распределения данных секреторных образований в растительном мире нам также не известен. Не существовало и общей сводки по локализации химических соединений в терпеноидсодержащих вместилищах растений. Все эти важные и интересные проблемы автор пытался так или иначе осветить в своей монографии.

Рецензируемая книга состоит из трех глав и заключения.

В I главе рассмотрены эволюционные связи терпеноидсодержащих структур и предложена классификация последних по их происхождению и морфологическим признакам. Главное в ней — выявление ступенчатой соподчиненности терпеноидсодержащих секреторных образований и объединение отдельных их форм в родственные группы. Разработанная автором классификация представляется нам достаточно детальной и вполне научно обоснованной. Она должна облегчить читателям ориентацию во множестве разнообразных форм секреторных систем, накапливающих терпеноиды. Такая классификационная схема необходима и имеет не только теоретическую, но и практическую ценность, поскольку многие терпеноидсодержащие растения являются или могут явиться впоследствии источником ценного промышленного сырья.

Во II главе показано распределение типов и форм терпеноидсодержащих секреторных образований в растительном мире и дано некоторое представление о связи морфологических типов секреторных структур с филогенезом растений. Здесь более или менее подробно рассматриваются секреторные системы представителей тех семейств, для которых они наиболее характерны. Завершается глава сводной таблицей распределения секреторных образований у растений, принадлежащих к 110 семействам семенных растений, которая нам кажется достаточно информативной и нужной ботаникам многих профилей. В ней также нуждаются специалисты, занятые поисками новых растений, которые могут иметь

промышленное значение, практики, возделывающие эфиромасличные культуры, а также селекционеры.

В III главе рассмотрены вопросы локализации веществ разных классов соединений в терпеноидсодержащих структурах растений. Автор считает, что целенаправленные исследования позволят в конце концов экспериментально доказать наличие корреляций между формой секреторных образований и химическим составом их сложного секрета. Между тем разработка этих нелегких проблем еще только начинается. Освещение сложных взаимоотношений морфологии секреторных образований и химического состава их секрета возможно только на пересечении двух наук — ботаники и химии. Одна из задач этих изысканий, по-видимому, должна состоять в выяснении, насколько химический состав секрета и связанное с ним строение секреторного аппарата отражают родственные отношения растений и в каких случаях данные признаки могут оказаться ценными для систематики и филогении растений. При наличии творческого содружества ботаников и химиков перечисленные проблемы могут быть решены на должном научном уровне. Существующие методики, как анатомические, так и химические, в принципе, подобные работы обеспечивают. В частности, предложенная автором методика извлечения секрета непосредственно из секреторных образований открывает перед исследователями широкие возможности при изучении локализации различных компонентов секрета в тканях тех или иных органов растения. Данная методика основана на известных методах микроманипуляции с материалом при помощи микрокапилляров, широко применяемых в цитологической и микробиологической практике. В целях достижения большей интенсивности и чистоты в исследованиях секреторных образований растений следовало бы, на наш взгляд, обратить особое внимание на дальнейшее усовершенствование предложенной автором методики, а также других специальных методик для определения локализации веществ в секреторных структурах. В настоящее время все известные нам методики в этой области разработаны лишь в первом приближении.

Заключение посвящено главным образом оценке практической значимости поставленных в монографии проблем. Как известно, эфиромасличные растения являются во всем мире источником для получения ценнейших натуральных продуктов, широко используемых в различных отраслях промышленности. Поскольку все важнейшие технические, лекарственные и пищевые эфиромасличные растения характеризуются в первую очередь своими секреторными структурами, углубленное и всестороннее изучение последних обоснованно представляется автору книги насущной необходимостью. В книге даны теоретические предпосылки к прогнозированию поисков полезных растений на основании изучения их секреторных систем. Решение поставленных в монографии задач будет способствовать достижению наилучших результатов при одновременном снижении производственных затрат по освоению эфиромасличной продукции.

Основным недостатком рецензируемой работы является, на наш взгляд, некоторая ее конспективность. Чувствуется, что автору подчас явно не доставало места на страницах книги для более углубленного и развернутого анализа тех или иных рассматриваемых положений. Еще одним заметным упущением мы считаем слабую иллюстративность материала. Это тем более обидно, что нам известны многочисленные иллюстрации хорошего качества, подготовленные автором для данной публикации. Жаль, что для большинства из них не нашлось места на страницах монографии.

Книга снабжена обширным и достаточно полным списком литературы (823 названия). Здесь собраны воедино наиболее значимые отечественные и зарубежные публикации по данной тематике. Библиография, безусловно, облегчит дальнейшую работу ботаникам, занятым изучением секреторных образований, синтезирующих терпеноиды.

Завершает труд алфавитный указатель латинских названий семейств и родов растений, упоминаемых в книге, в котором значится более 800 наименований, что еще раз подтверждает высокую информативность данной работы.

Характер материалов, приведенных в работе, указывает заинтересованному читателю на целый комплекс нерешенных проблем, многие из которых автор перечисляет по пунктам, облегчая исследователям, особенно молодым, поиски достойной их внимания темы. Мы полагаем, что даже частичное решение поставленных в монографии вопросов смогло бы пролить свет на некоторые стороны биологии и физиологии изучаемых растений, в частности на проблему биологической роли секрета терпеноидсодержащих структур для самого растения.

Особо следует подчеркнуть, что все три главы книги содержат приоритетные материалы. Так, например, впервые дана детальная классификация изучаемых секреторных структур и представлена объемная, легко читаемая таблица их распространения в растительном мире; приведены новые данные о локализации кумариновых соединений в секреторных образованиях растений. Автор справедливо отмечает, что проблема единства формы и функции является одной из центральных в биологии, поэтому тщательное изучение терпеноидсодержащих структур растений представляет значительный теоретический интерес и имеет определенную практическую ценность.

В целом следует отметить, что монография Г. А. Денисовой несет весьма значительную информационную нагрузку. При сравнительно небольшом объеме она содержит лаконичную, но исчерпывающую характеристику по существу всех известных науке форм терпеноидсодержащих секреторных образований. Автор вносит ценный вклад в этот раздел науки. Книга представляет несомненный интерес как для ботаников различных направлений, так и для представителей прикладных специальностей.

М. Ф. Данилова

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 4 XII 1991

УДК 019.941 : 002.01 : 581.5

SPATIAL PROCESSES IN PLANT COMMUNITIES. Proceedings of the Workshop held in Liblice, 18—22 September 1989 / F. Krahulec, A. D. Q. Agnew, S. Agnew, H. J. Willems. — Prague: Academia, 1990. 259 S. **(Пространственные процессы в растительных сообществах. 1990)**

B. M. MIRKIN, L. G. NAUMOVA. (*A REVIEW*). SPATIAL PROCESSES IN PLANT COMMUNITIES. 1990

Статистические методы изучения растительности традиционно привлекают молодых исследователей. В СССР в известной мере благодаря В. И. Василевичу, опубликовавшему монографию о статистических методах в геоботанике (Василевич, 1969), в 60—70-х годах прошло несколько совещаний по этой проблеме. Основными докладчиками были молодые исследователи, рассматривались на совещаниях преимущественно вопросы методики. Однако с повзрослением основного контингента исследователей их интересы сместились с методов на объекты, и совещания прекратились, хотя общий уровень математической грамотности советских фитоценологов, безусловно, стал выше.

За рубежом «статистический бум», начавшийся в 50-е годы, в 70—80-е получил дополнительный импульс благодаря бурной компьютеризации и появлению пакетов программ, которые быстро стали международными и облегчили обработку массового материала. Однако сплошь и рядом компьютеры не давали

принципиально новых решений по сравнению с интуитивно-статистическими подходами.

Рецензируемый сборник статей посвящен как раз проблеме повышения разрешающей возможности математических методов. Он подготовлен молодыми исследователями из так называемой «Рабочей группы по количественной фитоценологии», возникшей по инициативе фитоценологов стран Восточной Европы в 1985 г. (в основном благодаря энтузиастам из ЧСФР и Венгрии). В сборник вошли статьи, написанные участниками третьей встречи «Рабочей группы» в Либлице (ЧСФР). [1] Среди авторов – исследователи из ЧСФР, Венгрии, Польши, Швеции, Нидерландов, Великобритании, СССР, Японии, ФРГ.

Сборник состоит из 22 статей, предисловия и введения. В кратком предисловии редакторы (F. Krahulec, ЧСФР; A. D. Q. Agnew, S. Agnew, Великобритания; H. J. Willems, Нидерланды) подчеркивают, что уровень разработки проблемы пространственных закономерностей растительности на сегодняшний день не позволяет прийти к консенсусу, и потому целью сборника было выявление спектра разных точек зрения на этот феномен структуры растительности. F. Krahulec во введении указал на важность изучения связи пространственных и временных закономерностей организации растительности и сформулировал основные вопросы, ответы на которые, с его точки зрения, углубят знания о внутренней природе растительных сообществ.

1. Каким образом можно описывать закономерности динамики растительности?
2. Как при этом могут комбинироваться разные шкалы?
3. Какие механизмы определяют динамику структуры растительности?
4. Могут ли эти механизмы быть выявлены по внешним признакам структуры?

Далее Krahulec краткими тезисами резюмирует результаты опубликованных в книге исследований и теоретической разработки проблемы.

1. Изменения растительности могут изучаться в различных масштабах.
2. При изменениях разных масштабов ведущими могут быть разные факторы.
3. Без эксперимента крайне сложно объяснить причины происходящих процессов.
4. Необходимо дальнейшее совершенствование математического аппарата, используемого при описании растительности.
5. Относительно стабильные системы могут формироваться за счет субсистем с разным уровнем стабильности.

В последние годы в ЧСФР особенно активно разрабатывает математические методы J. Leps, работающий в математическом департаменте Биологического исследовательского центра в Будейовицах. В сборнике он опубликовал три статьи (вторая в соавторстве с V. Buriánek). Статьи называются соответственно «Могут ли внутренние механизмы быть оценены по наблюдаемым мозаикам (patterns)», «Межвидовые ассоциации в сукцессии на залежи» и «Сравнение методов трансект для изучения пространственных мозаик». В первой статье обсуждаются история, состояние и основные подходы статистического изучения растительности (со ссылками на работы Greig-Smith, [2] 1952; Kershaw, 1974; Pielou, 1977; Kershaw, Looney, 1985; и др.). Обсуждаются проблема оценки связи между распределениями видов на качественном и количественном уровнях, сравнение реальной ассоциированности в сообществе с «нейтральной» моделью («нуль-гипотезой» – полным отсутствием фитоценотических взаимодействий в сообществе, т. е. абсолютной независимостью популяций), возможности фитоценотической интерпретации кривых типа число видов/площадь. В целом в статье подтверждается вывод Krahulec о недостаточности чисто статистического описания растительности и необходимости экспериментов в духе D. Tilman (1988).

---

[1] Две первые встречи состоялись в Будапеште (1985) и Требоне (ЧСФР, 1986).
[2] Работы, цитируемые авторами сборника, в библиографию рецензии не включены.

Во второй статье описан опыт изучения межвидовых сопряженностей на площадках 1 м^2, серии которых закладывались на залежах разного возраста, но при сходных почвах и при одинаковой истории полей. В качестве рабочей гипотезы использовалось допущение, что ассоциированными должны быть виды одной сукцессионной фазы и сходной феноритмики. Приводимые рисунки корреляционных плеяд показывают крайне низкий уровень ассоциированности, хотя между однолетниками отмечалась слабая положительная связь, отражающая их совместную приуроченность к сайтам сообществ с ослабленными режимами межвидовой конкуренции. Рецензенты полагают, что использованный авторами размер площадок (1 м^2) был велик и в значительной мере исключил возможность оценки вклада фитоценотических факторов, которые проявляются при площадках меньшего размера.

Третья статья носит чисто методический характер. Сопоставив несколько вариантов учета на трансектах и обработки данных, Leps показал, что наибольшую информацию можно извлечь при оценке сходства соседних площадок по квадрату эвклидовой дистанции.

В сборнике помещено еще несколько работ исследователей из ЧСФР — «Сосуществование конкурентов в осоково-злаковых маршах, Центральная Европа» (L. Soukupová), «Динамика горных злаковников в детальном масштабе» (T. Herben, F. Krahulec, M. Kóvarová, V. Hadincová), «Альтернативное доминирование: проявление экологических стратегий в злаковниках с *Nardus stricta*» (M. Rychnovská, J. Jakrlová), «Крупномасштабные закономерности биологического разнообразия в массивах Герциниан» (J. Jenik). Для них характерны методическая четкость и основательность экологических интерпретаций пространственных закономерностей, причем авторы используют эксперимент (варианты с разной интенсивностью отчуждения фитомассы, экспериментальные посевы) или данные о характере среды, определяющей характер растительности. К этим работам тесно примыкает статья польских исследователей E. Symonides и U. Wierzchowska «Изменение пространственной мозаики растительности и почвенных характеристик на ранних стадиях сукцессии на залежи».

Венгерские фитоценологи G. Matus и B. Tothmeresz представили статью «Влияние выпаса на структуру песчаных злаковников», S. Bartha — «Пространственные процессы в развивающихся растительных сообществах: характеристика формирования мозаик с использованием информационной теории», L. Körmöczi и A. Balogh — «Анализ изменения мозаики растительности в песчаных злаковниках Венгрии», I. Meszáros — «Пространственные изменения травяного яруса экотона между буковыми лесами и вырубками в Северной Венгрии». В этих работах использован широкий спектр современных методов: ординация методом главных компонент, градиентный анализ, построение матриц межвидовых корреляций, оценка разнообразия сообществ с использованием информационных индексов и т. д. При этом метод межвидовых сопряженностей, примененный на площадках 0.2 × 0.2 м, дал лучший результат, чем при исследовании J. Leps и V. Buriánek. Авторы выявили плеяды, которые устойчиво сохранялись при выпасе разной интенсивности. Однако наиболее интересной явилась статья, где оценивалось усложнение структуры сообществ при зарастании отвалов карьеров открытых горных разработок. Строились ординационные схемы изменений вдоль временного градиента участия отдельных видов и общего разнообразия. При этом было установлено, что изменения на хроноклине протекают неравномерно, а примерно на 4-м году сукцессии отмечается резкий перепад изменений в структуре, что соответствует смене рудералов видами естественных местообитаний.

Körmöczi и Balogh применили градиентный анализ для изучения пространственных изменений на трансектах, которые пересекали 4 сообщества (Brometum tectorum, Festucetum vaginatae danubiale, Potentillo-Festucetum pseudovinae, Molinio-Salicetum rosmarinifoliae). Исследования были проведены дважды — в 1985 и 1988 г. Установлены достаточно узкие экотоны между сообществами, смене

доминантов соответствовали и общие изменения флористического состава. Таким образом, изученный пример в большей мере соответствует гипотезе о дискретности растительных сообществ, чем концепции континуума. Так же четко прослеживался переход от травяного яруса букового леса к сообществам вырубок и при исследовании Mészaros. Полоса экотона включала в себя больше видов, чем каждое из контактирующих сообществ.

А. А. Маслов («Анализ многовидовых мозаик бореальных лесов в разных шкалах») был единственным советским исследователем, который принял участие в этом сборнике, изданном «Рабочей группой». Маслов использовал поистине ювелирную методику, закладывая примкнутые друг к другу учетные площадки по 20 × 20 см на трансектах длиной 40—70 м в различных типах леса. Далее, используя метод главных компонент, он оценивал вариацию флористического состава при группировании исходных площадок в блоки различной величины. В итоге в разных типах леса было выявлено 3—6 шкал вариации растительности.

В сборнике помещены две статьи исследователей из Швеции: «Лесные вывалы — фактор структуризации растительности бореальных еловых лесов» (B. G. Jonsson) и «Закономерности распространения и распределения в пятнистых временных местообитаниях» (L. Söderström). Обе статьи подкупают неформальным подходом и стремлением подчинить методы наблюдаемым закономерностям. Вторая статья интересна предложенной моделью CURS, названной по первым буквам 4 групп бриофитов, различающихся по региональной (т. е. в разных исходных местообитаниях района) и локальной (массовость участия в конкретной моховой синузии) встречаемости. Виды, названные «core» («формирующие ядро»), имеют высокую встречаемость обоих типов; виды «urban» («городские») массово встречаются в небольшом числе пятен; виды «rural» («сельские») часто встречаются во всем регионе, но не обильны в синузиях; «satellite» («спутники») рассеянно встречаются и в региональной, и в локальной шкалах оценки.

Молодые исследователи из Нидерландов представили в сборник четыре статьи (одну в соавторстве с японскими учеными): «Закономерности связи порослевого возобновления и световых окон в пологе двух типов девственных сосново-еловых лесов Швеции» (R. Leemans), «Процесс конкуренции и формирование пространственных мозаик в популяциях *Betula ermanii*» (T. Hara, H. van Rijnberk, H. During, M. Yokozawa, K. Kikuzawa), «Мозаика бриофитов и динамика голландских меловых злаковников» (H. van Rijnberk, H. During), «Пространственные процессы при сукцессиях меловых злаковников на залежах в Нидерландах» (J. H. Willems, R. Bobbink). С использованием метода Монте-Карло показан случайный характер формирования световых окон в лесном пологе и возобновления в этих условиях сукцессионных микрогруппировок. Показаны особенности популяционной структуры типичного серийного вида *Betula ermanii*. В статьях о меловых злаковниках приведены результаты изучения их динамики и горизонтальной структуры в двух масштабах — в микромасштабе, который был реализован методом «точечных квадратов» (т. е. методом уколов) и показал закономерности распределения мхов в конкретных сообществах, и в макромасштабе, когда анализировалось восстановление сообществ разных ассоциаций в зависимости от особенностей почв и рельефа (Arrhenatheretum elatioris и Mesobrometum erecti).

Работы исследователей из Великобритании (G. Hughes «Моделирование формирования мозаик и их следствия при повреждении посевов насекомыми», A. D. Q. Agnew и H. Gitay «Распределение ресурсов и мозаика сообществ стабилизировавшихся дюн») также отличались стремлением авторов выйти за рамки описания пространственных неоднородностей растительности и объяснить их внутренние причины.

Статья F. J. A. Daniels (ФРГ) «Изменения в сухих злаковниках после вырубания шотландской сосны во внутренних дюнах близ Куутвиюк, Нидерланды»

посвящена вопросам конвергенции растительности сходных местообитаний при восстановительных сукцессиях.

Сборник участников «Рабочей группы» привлекает активным поиском методов изучения внутренних причин пространственной и временнóй динамики растительных сообществ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. 232 с.

Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова

Башкирский университет
Башкирский педагогический институт
Уфа

Получено 10 VI 1991

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92(73) : 582

ПАМЯТИ АРТУРА КРОНКВИСТА

(1919—1992)

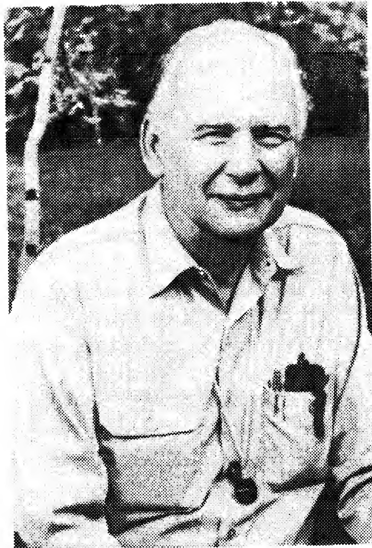
A. L. TAKHTAJAN. IN MEMORY OF ARTHUR CRONQUIST (1919—1992)

22 марта 1992 г. скоропостижно скончался Артур Кронквист (Arthur Cronquist), старший ботаник Нью-Йоркского ботанического сада. Он умер, работая в университетском гербарии города Прово в любимом им штате Юта. Смерть унесла одного из наиболее выдающихся современных ботаников и одну из наиболее ярких личностей среди ботаников мира.

Артур Кронквист родился в 1919 г. в городе Сан-Хосе (Калифорния). Он закончил Университет штата Юта в 1938 г., а степень доктора философии получил в 1944 г. в Университете штата Миннесота. Большую часть своей жизни он работал в гербарии Нью-Йоркского ботанического сада, директором которого он был в течение ряда лет, одновременно преподавал в Колумбийском университете и издал два учебника ботаники, переведенных на несколько иностранных языков. Круг его научных интересов был очень широк. Его интересовали вопросы теории эволюции, эволюционная морфология растений, построение филогенетической системы растительного мира, флористика и ботаническая география.

Мировую известность Артуру Кронквисту принесли две его книги — «Эволюция и классификация цветковых растений» (The Evolution and Classification of Flowering Plants), вышедшая первым изданием в 1968 г., а вторым, переработанным — в 1988 г., и его монументальный труд «Интегрированная система классификации цветковых растений» (An integrated system of classification of flowering plants). В этих двух книгах он излагает и обосновывает свою систему цветковых растений, в основу которой положены принципы, разработанные американским ботаником Чарлзом Бесси (Charles Bessey). Как он писал в предисловии к первому изданию «Эволюции и классификации цветковых растений», его система хотя и близка к системе Тахтаджяна, опубликованной на русском языке в 1966 г. в книге «Система и филогения цветковых растений», но со многими значительными отличиями. Это была оригинальная система, получившая очень широкую известность. В дальнейшем происходило, с одной стороны, сближение обеих систем, с другой — их расхождение. В системе Кронквиста в отличие от системы Тахтаджяна и системы Рольфа Дальгрена (R. Dahlgren) (последний вариант которой опубликован посмертно его женой Гертрудой Дальгрен в 1989 г.) принято более широкое понимание объема порядков и семейств, что, как говорил он сам, больше соответствует традициям американской ботаники. Система Кронквиста, так же как и другие современные системы, основана на признании монофилетического происхождения цветковых растений, происхождении однодольных от древнейших двудольных и примитивности семейств с апокарпным гинецеем, особенно таких, как магнолиевые, винтеровые и родственные им семейства, и вторичности семейств с упрощенными, однополыми, анемофильными цветками. «Интегрированная система классификации

цветковых растений» отличается исключительно точным описанием семейств, прекрасными синоптическими ключами и обширной библиографией, включающей в себя также русскую литературу, набранную кириллицей. Особо нужно подчеркнуть значение вводных глав книги «Эволюция и классификация цветковых растений», посвященных дарвиновской методологии эволюционной систематики. В этой книге, как и в статье «Ботаническая критика кладизма» (A Botanical Critique of Cladism), напечатанной в 1987 г. в журнале «The Botanical Review» (том 53, с. 1—52), он подверг убедительной и остроумной критике модный в наши дни кладизм (или кладистику), восходящий к идеям немецкого зоолога Вилли Хеннига (Willi Hennig).



Кронквист был соредактором «Флоры Тихоокеанского Северозапада» (Flora of the North West Pacific) (1973) и редактором многотомной «Межгорной флоры» (Intermountain flora: Vascular plants of the Intermountain West, U. S. A.), начавшей выходить с 1972 г. и еще не законченной изданием. Эт бесспорно, одна из лучших региональных североамериканских флор. Последне книгой Кронквиста было второе издание «Определителя сосудистых растени северо-востока Соединенных Штатов и прилегающей территории Канады («Manual of Vascular plants of northeastern United States and adjacent Canada» вышедшей в 1991 г. Это одна из важнейших региональных флор территори Соединенных Штатов, которую начал писать, но не закончил учитель Кронквис Генри Глисон (Henry A. Gleason). Кронквист успешно закончил труд свое учителя и издал его в 1963 г. Второе издание полностью переработано и в многом написано заново Кронквистом.

Из других книг следует упомянуть книгу Г. Глисона и А. Кронквиста посвященную географии растений Северной Америки, изданную в 1964 (H. A. Gleason and A. Cronquist. The Natural Geography of Plants). Судьба это книги сходна с судьбой предыдущей — она начата Глисоном и закончен Кронквистом. Можно сказать без преувеличения, что это лучшая книга п ботанической географии Северной Америки.

В течение многих лет Кронквист был редактором одного из важнейши американских ботанических журналов «The Botanical Review». Он старался прида журналу по возможности международный характер и охотно приглашал русски авторов, нередко активно содействуя переводу их статей на английский язык. П его инициативе в журнале опубликованы статьи С. В. Мейена, В. А. Красилова М. А. Барановой, Н. Н. Цвелева, С. Г. Жилина, Л. Ю. Буданцева, а также дв мои статьи. В большинстве случаев они занимают целый номер.

Кронквист изучил русский язык, относительно свободно объяснялся и даж иногда выступал на русском языке. Он неоднократно посещал Россию и мно раз участвовал в экспедициях на Алтай, а также в Армению и Грузию. О особенно любил Санкт-Петербург и Ботанический институт им. В. Л. Комарова иногда называя его своим вторым домом. Кронквист очень любил русску оперную музыку, особенно оперы «Пиковая дама», «Евгений Онегин», «Княз Игорь», и русские народные песни. Хорошо поставленным баритоном он част с удовольствием пел арии из этих опер и свою любимую «Дубинушку». Особенн хорошо у него получалось «Эй, ухнем». Он любил и насвистывать эти арии что дало повод покойному А. И. Толмачеву, человеку очень остроумному шутливо называть его «Кронксвист».

Ботаники всего мира будут долго помнить яркую личность Артура Кронквиста, надолго запомнятся его звучный, громкий голос и доброе лицо, а также его необычайно высокая монолитная фигура. Это был человек исключительно обаятельный и доброжелательный, располагавший к себе юмором, шутками и интересными рассказами. Всюду, где бы он ни был, Артур встречал дружелюбное отношение и симпатию, в чем я много раз убеждался во время наших встреч в Англии, Швеции, Германии, России, Армении, и особенно в Соединенных Штатах, где мы с ним много путешествовали. Хорошо помню наши совместные поездки, иногда в компании с его сотрудниками, в восточные штаты и в штат Юта, где мы посещали ботанические учреждения, выступали с лекциями и собирали растения в природе.

Артур всячески поощрял и стимулировал научные связи с ботаниками России и других государств бывшего Союза и неизменно оказывал им помощь и поддержку во время их пребывания в США. Меня лично связывала с Артуром многолетняя и глубокая личная дружба, основанная не только на общности научных интересов, и прежде всего на объединении наших усилий в разработке филогенетической системы высших растений, но и на общности взглядов на жизнь, на мировые события и на пути развития науки.

Уход из жизни Артура Кронквиста глубоко опечалил всю ботаническую общественность, а для многих из нас это была тяжелая личная утрата.

А. Л. Тахтаджян

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 7 IV 1992

ХРОНИКА

УДК 001 : 58 : 061.12(470)

О НАУЧНОМ СОВЕТЕ ПО ПРОБЛЕМАМ БОТАНИКИ

E. A. TROITSKAYA. ON THE SCIENTIFIC COUNCIL ON THE PROBLEMS OF BOTANY

В феврале 1992 г. Бюро Отделения общей биологии РАН утвердило Научный совет по проблемам ботаники. Совет сформирован в следующем составе.

БЮРО СОВЕТА

Тахтаджян А. Л. — академик, председатель
Буданцев Л. Ю. — д. б. н., Ботанический ин-т им. В. Л. Комарова РАН, зам. председателя
Камелин Р. В. — чл.-корр. РАН, зам. председателя
Тихомиров В. Н. — чл.-корр. РАН, зам. председателя
Троицкая Е. А. — к. б. н., БИН РАН, ученый секретарь

Бондарцева М. А. — д. б. н., БИН РАН
Боч М. С. — к. б. н., БИН РАН
Василевич В. И. — д. б. н., БИН РАН
Виноградова К. Л. — д. б. н., БИН РАН
Голубкова Н. С. — д. б. н., БИН РАН
Данилова М. Ф. — д. б. н., БИН РАН
Малышев Л. И. — д. б. н., ЦСБС СО РАН
Соколов П. Д. — к. б. н., БИН РАН
Харкевич С. С. — д. б. н., Биолого-почвенный ин-т ДВО РАН

ЧЛЕНЫ СОВЕТА

Алексеев В. А. — д. б. н., Ин-т леса и древесины РАН
Афонина О. М. — к. б. н., БИН РАН
Андреев Г. Н. — к. б. н., ПАБСИ Кольского филиала РАН
Андреев Л. Н. — чл.-корр. РАН
Бардунов Л. В — д. б. н., СИФИБР СО РАН
Батыгина Т. Б. — д. б. н., БИН РАН
Васильев А. Е. — д. б. н., БИН РАН
Верещагина В. А. — д. б. н., Пермский гос. ун-т
Гамалей Ю. В. — д. б. н., БИН РАН
Гецен М. В. — д. б. н., Ин-т биологии КНЦ УрО РАН
Горленко М. В. — чл.-корр. РАН
Горчаковский П. Л. — чл.-корр. РАН
Грубов В. И. — д. б. н., БИН РАН
Еленевский А. Г. — д. б. н., Московский педагогический гос. ун-т
Елина Г. А. — д. б. н., Ин-т биологии Карельского филиала РАН
Жилин С. Г. — к. б. н., БИН РАН
Ипатов В. С. — д. б. н., С.-Петербургский гос. ун-т
Карамышева З. В. — к. б. н., БИН РАН
Коропачинский И. Ю. — чл.-корр. РАН
Красноборов И. М. — д. б. н., ЦСБС СО РАН
Любарский Е. Л. — д. б. н., Казанский гос. ун-т
Мирославов Е. А. — д. б. н., БИН РАН

Павлов В. Н. — д. б. н., Московский гос. ун-т
Петров Ю. Е. — д. б. н., БИН РАН
Пименов М. Г. — д. б. н., МГУ
Ревушкин А. С. — д. б. н., Томский гос. ун-т
Семихатова О. А. — д. б. н., БИН РАН
Скворцов А. К. — д. б. н., ГБС РАН
Скрипчинский В. В. — д. б. н., Стравророльский краевой комитет по экологии и рациональному природопользованию
Соколова Н. П. — д. б. н., Московская сельскохозяйственная академия
Туганаев В. В. — д. б. н., Удмуртский гос. ун-т
Хмелев К. Ф. — д. б. н., Воронежский гос. ун-т
Цвелев Н. Н. — д. б. н., БИН РАН
Юрцев Б. А. — д. б. н., БИН РАН

20 февраля 1992 г. председатель Совета А. Л. Тахтаджян провел расширенное заседание Бюро Научного совета. На заседании рассмотрена и принята структура Совета. В соответствии с основными направлениями исследований по проблеме утверждены следующие секции и комиссии.

Секция альгологии (председатель — д. б. н. К. Л. Виноградова, ученый секретарь — к. б. н. В. М. Андреева, БИН РАН).

Секция микологии и лихенологии (председатель — чл.-корр. М. В. Горленко).

Подсекция лихенологии (председатель — д. б. н. Н. С. Голубкова, ученый секретарь — к. б. н. А. Н. Титов, БИН РАН).

Подсекция микологии (председатель — д. б. н. М. А. Бондарцева, ученый секретарь — к. б. н. К. Л. Пыстина, БИН РАН)

Секция систематики и географии сосудистых растений (председатель — чл.-корр. Р. В. Камелин, ученый секретарь — к. б. н. Ю. Р. Расков, БИН РАН).

Подсекция палеоботаники (председатель — д. б. н. Л. Ю. Буданцев, БИН РАН).

Подсекция кариосистематики (председатель — д. б. н. В. Г. Гриф, БИН РАН).

Подсекция бриологии (председатель — к. б. н. О. М. Афонина, ученый секретарь — к. б. н. А. Д. Потемкин, БИН РАН).

Секция структурной ботаники (председатель — д. б. н. М. Ф. Данилова, ученый секретарь — к. б. н. М. А. Плиско, БИН РАН).

Подсекция эмбриологии (председатель — д. б. н. Т. Б. Батыгина, ученый секретарь — к. б. н. И. И. Шамров, БИН РАН).

Секция ботанического ресурсоведения (председатель — к. б. н. П. Д. Соколов, ученый секретарь — к. б. н. Г. М. Уличева, БИН РАН).

Секция научных основ охраны растительного мира (председатель — к. б. н. М. С. Боч, ученый секретарь — к. б. н. Д. В. Гельтман, БИН РАН).

Комиссия экологической физиологии (председатель — д. б. н. О. А. Семихатова, ученый секретарь — д. б. н. Н. Н. Слемнев, БИН РАН).

Комиссия по преподаванию и популяризации ботаники (председатель — д. б. н. А. Г. Еленевский, ученый секретарь — к. б. н. В. П. Викторов, Московский педагогический гос. ун-т).

На Научный совет по проблемам ботаники возлагается координация исследований по программе «Растительный мир; изучение, охрана и рациональное использование». Программа разработана и опубликована в 1988 г.

Е. А. Троицкая

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 1 IV 1992

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 1992. Т. 77. № 5. 1—96.